Sonderdruck aus
„Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere“, 39. Bd., 2. Heft, 1943, S. 217—275.
Springer-Verlag, Berlin W 9.

DIE ÜBERWINTERUNG DER AMEISEN.

Von
H. EIDMANN, Hann. Münden.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 25. Juli 1942.)

Inhalt.

Einleitung.

Der große Vorteil, den die sozialen Insekten gegenüber den solitären voraus haben und der in der dominanten Stellung zum Ausdruck kommt, den sie fast ausnahmslos in ihrem jeweiligen Lebensraum einnehmen, ist vor allem durch die zusammengefaßte Arbeitsleistung der in ihren Gemeinschaften lebenden Einzelindividuen bedingt. Soziale Arbeit ist es letztlich auch, die es den staatenbildenden Insekten ermöglicht, in ihren Nestern günstige Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen zu schaffen und dadurch die Mortalität unter der Nachkommenschaft nach Möglichkeit herabzusetzen. Die große Bedeutung der klimatischen

Faktoren für die Vermehrung und Populationsdichte der Insekten ist aber zur Genüge bekannt. Der Vorteil, den die Fähigkeit zur Regulierung dieser Faktoren den Insektenstaaten bietet, darf nicht unterschätzt werden. Man geht kaum fehl, wenn man dieselbe gleichwertig neben so wichtige soziale Funktionen wie Nestbau, Brutpflege, Nahrungsbeschaffung usw., setzt.

Die soziale Wärmeregulation bei den staatenbildenden Insekten kann in zweierlei Weise erfolgen. Bienen und Wespen mit ihrer in den Zellen festliegenden Brut sorgen durch Muskelbewegung für eine hochgradige Temperaturkonstanz im Nest. Im Gegensatz zu dieser physiologischen Wärmeregulation, die ständiger Energiezufuhr bedarf, beruht die physikalische Wärmeregulation der Ameisen und Termiten auf einem ganz anderen Prinzip. Diese Insekten wissen die physikalischen Umweltbedingungen, insbesondere die Sonnenstrahlung in geschicktester Weise auszunutzen und ihre Nester so anzulegen, daß eine fein abgestufte Skala verschiedener Temperatur- und Feuchtigkeitsgrade in ihrem Innern entsteht. Die Nestarchitektur der Ameisen ist denn auch meist ganz auf diese Wärmeregulation eingestellt. Es sei an die tiefen Erdnester der Steppenameisen, die Nesthügel unserer Waldameisen, die Ausnutzung von Steinen als Wärmeantennen im offenen Gelände der gemäßigten und kalten Zonen, an das komplizierte System von Lüftungsschächten in den Erdnestern der tropischen Blattschneiderameisen usw. erinnert. Da die Ameisenbrut nicht in Zellen festliegt, kann sie jeweils in diejenigen Nestkammern transportiert werden, in denen die für das betreffende Stadium günstigsten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen gerade herrschen. Bei diesem Transport werden die Ameisen von einem ausgezeichneten Temperatursinn geleitet. So können z. B. die Arbeiterinnen unserer roten Waldameise Temperaturunterschiede von nur $1/4^{0}$ C noch mit Sicherheit unterscheiden.

Die physikalische Wärmeregulation hat den Vorteil, auf besondere Energiequellen zu ihrer Durchführung verzichten zu können. Sie ist dafür auf komplizierte Nestanlagen angewiesen und zweifellos eine der Hauptursachen für die große Verschiedenartigkeit im Nestbau der einzelnen Arten, insbesondere solcher, deren Verbreitungsgebiet starke klimatische Unterschiede aufweist. Auch die Plastizität der Nestbauinstinkte, wie sie in einer veränderten Bauweise bei veränderten Außenbedingungen zum Ausdruck kommt, und wie wir sie besonders bei euryöken Arten mit weitem Verbreitungsgebiet, etwa bei ***Lasius niger*** L. beobachten können, ist hierauf zurückzuführen. Im Gegensatz hierzu zeigen die zu physiologischer Wärmeerzeugung befähigten Bienen und Wespen eine viel einförmigere Bauweise.

Der Unterschied in der Art der Wärmeregulation ist auch schuld daran, weshalb Bienen und Wespen in der Gefangenschaft ihre Staaten zu eben solcher Größe entwickeln können, wie in der Freiheit; Ameisen

aber erfahrungsgemäß nicht. Die Mortalität unter der Nachkommenschaft ist bei letzteren im künstlichen Nest fast immer beträchtlich, und das liegt eben daran, daß wir im allgemeinen den Ameisen im Laboratorium nicht die Temperatur- und Feuchtigkeitsabstufungen bieten können, die sie sich in der Freiheit selbst schaffen; bisher allerdings auch wohl vielfach diesem Faktor nicht genügende Beachtung geschenkt haben.

Noch ein weiterer wichtiger Unterschied ist durch die Verschiedenartigkeit der Wärmeregulation in den Insektenstaaten bedingt, nämlich die Art der Überwinterung. In der gemäßigten Zone zwingt der Wechsel der Jahreszeiten dem gesamten Insektenleben eine Periodizität auf, der auch die Insektenstaaten unterworfen sind. Das Bienenvolk verbringt die kalte Jahreszeit auf den Waben dicht zusammengedrängt als „Überwinterungstraube", in der die Temperatur nicht unter ein Minimum von 13° sinkt, also stets über dem Erstarrungspunkt, der bei etwa 10° liegt, gehalten wird. Die Energiequelle der hierzu erforderlichen Arbeitsleistung bilden die Wintervorräte des Stockes, die demnach als soziale Reservestoffe mit den individuellen Reservestoffen eines die kalten Monate im Winterschlaf verbringenden homoiothermen Organismus verglichen werden können.

Ganz anders die Ameisen. Diese verbringen den Winter in der Tiefe ihrer Nester dicht zusammengedrängt in Kältestarre. Unfähig dazu, aktiv die Temperatur zu erhöhen, sind sie außerstande, zur Tätigkeit zu erwachen, bevor die umgebende Temperatur über den Erstarrungspunkt gestiegen ist. Tatsächlich hat man nachweisen können, daß die Temperatur überwinternder Ameisenkolonien mit der umgebenden Nest- bzw. Bodentemperatur im wesentlichen übereinstimmt. Dabei erlaubt ihnen allerdings ihre Nestanlage in der Regel, frostfreie Regionen, zum mindesten aber solche aufzusuchen, in denen die Temperatur auch im härtesten Winter nicht unter die Stoffwechselgrenze sinkt. Dadurch sind sie gegen den Kältetod gesichert, und ihre Kolonien können auch ohne aktive Wärmeerzeugung den Winter ungeschwächt überdauern. Sie haben dafür den Vorteil, keine Wintervorräte eintragen zu müssen, und mir ist auch kein Fall bekannt, daß bei unseren einheimischen Ameisen winterliche Nahrungsvorräte eingetragen werden. Der Ameisenstaat hat demnach, als Organismus betrachtet, in weitem Umfang die Vorteile der Homoiothermie erlangt, ohne deren wesentliche Nachteile in Kauf nehmen zu müssen.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Kenntnis der Überwinterung der Ameisen liefern, über die es bisher an eingehenderen Untersuchungen fehlt. Sie beschäftigt sich in erster Linie mit der Struktur der überwinternden Kolonien, mit den Gesetzmäßigkeiten, die sich in dieser Hinsicht erkennen lassen und deren Ursachen, sowie mit den Eigentümlichkeiten in der Lebensweise, dem Nestbau usw., die mit der Über-

winterung im Zusammenhang stehen. Die Beobachtungen und Experimente, die der Arbeit zugrunde liegen, wurden von mir zum größten Teil bereits vor mehr als 10 Jahren teils planmäßig, teils gelegentlich gemacht. Die Veröffentlichung mußte wegen anderweitiger Arbeiten zurückgestellt werden. Die Freilandbeobachtungen wurden vorwiegend in der Umgebung von München und an anderen Orten Oberbayerns, sowie in der Gegend von Hann. Münden gemacht und durch experimentelle Untersuchungen und Beobachtungen an Kolonien in künstlichen Nestern ergänzt. Außerdem hat mein früherer Assistent, Forstmeister G. Wellenstein (Breitenheide, Ostpr.), damals noch Forstreferendar, auf meine Veranlassung, teils auch aus eigener Initiative Beobachtungsmaterial gesammelt und mir freundlichst zur Verfügung gestellt. Für seine Mitarbeit sage ich ihm auch an dieser Stelle besten Dank. Ferner danke ich den Herren Dr. C. Börner (Naumburg a. d. S.) für die Bestimmung von Aphiden, Dr. O. Scheerpeltz (Wien) für die Bestimmung von Staphyliniden und Dr. E. O. Engel (München) für die Bestimmung von Dipteren aus überwinternden Ameisenkolonien sowie meinem Freund und langjährigen Mitarbeiter Dr. C. Menozzi (Ferrara) für die einwandfreie Identifizierung verschiedener Ameisenarten.

1. Geschichtlicher Überblick.

Das Schrifttum über die Überwinterung der Ameisen ist gering, und spezielle Untersuchungen über dieses Thema sind in der älteren Literatur nicht vorhanden. Dagegen finden sich in fast allen größeren myrmekologischen Werken, zum Teil auch zerstreut in der heute fast unübersehbaren Zahl von Einzelarbeiten auf dem Gebiet der Ameisenkunde Angaben, die auf die Überwinterung Bezug haben. Überblickt man diese, so läßt sich feststellen, daß es mit wenigen Ausnahmen die Temperaturverhältnisse gewesen sind, die das Interesse der Beobachter auf die überwinternden Ameisenstaaten gelenkt haben, und das gilt ganz besonders für die Arbeiten der neuesten Zeit. Die ergebnisreichen Untersuchungen über den sozialen Wärmehaushalt der Honigbiene gaben wohl die Veranlassung, daß sich einige Autoren auch mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Ameisen befaßt haben.

Die ersten Angaben über die Überwinterung der Ameisen finden sich bei dem Engländer W. Gould (1744), dem ersten abendländischen Autor, der ein zusammenfassendes Werk über Ameisen veröffentlicht hat. Er wußte bereits, daß die Ameisen den Winter in ihren Nestern dicht zusammengedrängt in Kältestarre verbringen und schreibt darüber: „At that season they lie together in clusters, and are not easily separated from one another“. Er berichtet ferner, daß diese Ameisenansammlungen sich in den tiefsten Teilen der Nester vorfinden, manchmal 2—3 Fuß unter der Oberfläche, und daß die Nestanlage aus diesem Grunde tief in den Boden hinein geht. Als Aktivitätsperiode gibt er die Zeit von März bis Oktober für England an und bemerkt noch, daß er die letzte Eiablage im November beobachtet habe. Die Arten, auf welche sich diese Beobachtungen beziehen, lassen sich allerdings dem damaligen Stand der Systematik entsprechend nicht genau identifizieren.

P. Huber (1810) berichtet gleichfalls von der Bildung der Überwinterungstraube in den Nestern bei Eintritt der kalten Jahreszeit. Er fügt hinzu, daß die Ameisen — es handelt sich um *Lasius*-Arten — erst bei —2° R in Kältestarre verfallen, und daß er sie sogar auf dem Schnee hat herumlaufen sehen. Die winterliche Nahrungsquelle dieser Arten seien Blattläuse, die in den Ameisennestern leben,

und deren Erstarrungstemperatur mit der der Ameisen übereinstimme. HUBER hat bekanntlich auch als erster vermutet, daß die Nesthügel der roten Waldameise Wärmespeicher darstellen, eine Annahme, die erst neuerdings wieder bestätigt worden ist.

Später hat v. HAGENS (1863) in einer kurzen Notiz die interessante Beobachtung mitgeteilt, daß *Formica rufa* L. und zwar eine besondere, behaarte Form derselben (vielleicht die var. *rufopratensis* FOR.) in der Nähe von Cleve „ihren Winterschlaf nicht in ihrem Haufen hält, sondern im Herbst den Haufen verläßt und besondere Winterquartiere bezieht, die 2—3 Schritte vom Haufen entfernt in der flachen Erde ausmünden". WASMANN (1900) berichtet über ähnliche Verhältnisse bei der blutroten Raubameise *Formica sanguinea* LATR. Diese Ameise soll gleichfalls häufig besondere Winternester besitzen, die im September oder spätestens Anfang Oktober bezogen werden, in sehr heißen Sommern jedoch schon im August. Im letzten Fall sollen die Ameisen vor der ausdörrenden Sommerhitze Zuflucht suchen, die ihnen das an einem schattigen Ort liegende Winternest bietet. Im März oder April erfolgt der Umzug in das Sommernest.

MAYR (1855) erwähnt, daß die Ameisen bei Eintritt der kalten Witterung in einen Winterschlaf verfielen, daß sie sich jedoch vorher so weit in die Tiefe ihrer Bauten zurückgezogen hätten, daß sie vom Frost nicht mehr erreicht würden. Auch er hat im Winter verschiedene Ameisen (*Formica rufibarbis* FABR. und *Dolichoderus quadripunctatus* L.) auf dem Schnee herumkriechen sehen, ohne jedoch die Gründe für dieses vorzeitige Verlassen der Winterquartiere zu kennen.

Wesentlich erweitert wurden unsere Kenntnisse von der Überwinterung der Ameisen durch die Beobachtungen FORELS (1874), die er in seinem klassischen Werk „Les Fourmis de la Suisse" in einem besonderen Kapitel niedergelegt hat. Wichtig ist vor allem seine Angabe, daß bei einigen Arbeiten auch Larven überwintern, die in die Überwinterungstraube eingeschlossen werden. Er hat ferner die unmittelbare Abhängigkeit des Erstarrens und Wiederaufwachens von der Temperatur klar erkannt und an zahlreichen Beispielen erläutert. Die sich hieraus ergebenden Probleme hat er in 4 Fragen zusammen gefaßt: 1. Haben die Ameisennester eine höhere Temperatur als die Umgebung? 2. Haben die Ameisen eine Eigentemperatur? 3. Bei welcher Temperatur verfallen sie in Kältestarre? 4. Welche Kältegrade können sie aushalten, ohne zugrunde zu gehen? Seine Temperaturmessungen gestatten ihm allerdings nur eine teilweise Beantwortung dieser Fragen, und seine Folgerungen sind dementsprechend vorsichtig und zurückhaltend. Er fand, daß die Temperatur in bewohnten Ameisennestern in der Regel etwas höher ist als im umgebenden Boden, daß dichte Ameisenansammlungen bei voller Tätigkeit eine gewisse Temperaturerhöhung hervorzurufen vermögen, und daß die Ameisen eine Temperatursenkung unter 0^0 ohne Schädigung auszuhalten im Stande sind. Über die Erstarrungstemperatur macht er keine Angaben. Die zweite Auflage der „Ameisen der Schweiz" (1920) bringt das Kapitel über die Überwinterung in fast unveränderter Form. Schon daraus mag hervorgehen, daß in dem halben Jahrhundert, das seit der Erstauflage vergangen war, nicht allzu viel Neues über die Frage der Überwinterung in Erfahrung gebracht worden war.

So sind denn auch erst in den letzten beiden Jahrzehnten die wichtigsten Arbeiten über den Wärmehaushalt und die Temperaturverhältnisse im Ameisenstaat veröffentlicht worden. STUMPER (1922) machte Messungen über die untere Aktivitätsgrenze verschiedener Ameisenarten. Die Arbeiten HERTERS (1923, 1925) über den Temperatursinn und die optimale Temperatur der Ameisen gehören gleichfalls hierher.

Wertvolle Beiträge zu dem Problem des Wärmehaushalts im Ameisenstaat lieferte dann vor allem STEINER (1924, 1925 und 1929), der zahlreiche Temperaturmessungen an den Kolonien verschiedener Ameisenarten vorgenommen hat. Seine

wichtigsten Ergebnisse bezüglich der Überwinterung sind kurz folgende: Eine physiologische Wärmeerzeugung ließ sich in keinem überwinternden Ameisenstaat feststellen. Während der sommerlichen Aktivitätsperiode spielt sie nur bei wenigen Arten wie der roten Waldameise im sozialen Wärmehaushalt eine Rolle, ist aber auch hier nur von untergeordneter Bedeutung. Daher sind fast ausschließlich physikalische Faktoren für den Wärmehaushalt der Ameisen maßgebend, welche die Ameisen, wie schon eingangs erwähnt wurde, durch die spezifische Art der Nestanlage auszunutzen verstehen. STEINER stellte weiter fest, daß die in Kältestarre überwinternden Ameisen keine Eigenwärme aufweisen. Ebenso wenig bestand zwischen der Temperatur der Nester und derjenigen der umgebenden Bodenschichten ein nennenswerter Unterschied. Die überwinternden Kolonien sind jedoch infolge des Aufenthalts in der Tiefe ihrer Nester gegen Temperatursenkungen der Außenwelt so weit geschützt, daß sie unter normalen Verhältnissen durch die Kälte keinen Schaden leiden. Die untere Aktivitätsgrenze der Ameisen ist bis zu einem gewissen Grade von der Außentemperatur abhängig und sinkt bzw. steigt mit dieser. Sie schwankt daher in verhältnismäßig weiten Grenzen. Diese auf zahlreichen exakten Messungen begründeten Ergebnisse geben auf die FORELschen Fragen eine ausreichende Antwort und ermöglichen es, uns eine hinreichende Vorstellung von den Temperaturverhältnissen der überwinternden Ameisenkolonien zu bilden.

Die Arbeiten über den Wärmehaushalt des Ameisenstaates, über die ich hier genauer berichtet habe, weil sie zum Verständnis meiner eigenen Beobachtungen vielfach notwendig sind, lassen jedoch die oben erwähnten, in dieser Arbeit im Vordergrund stehenden Probleme entweder ganz unberührt oder streifen sie nur nebenbei. Hinsichtlich der Zusammensetzung der überwinternden Kolonien und der Art der Überwinterung wie der besonderen durch sie bedingten Nestarchitektur sind wir im wesentlichen noch auf die spärlichen älteren, oben erwähnten Angaben angewiesen. Nur hier und da finden sich in der neueren Literatur gelegentlich kurze Bemerkungen und Notizen, die das Überwinterungsproblem betreffen. So bringt DONISTHORPE (1927) einige Angaben über die Überwinterung von Larven bei verschiedenen Arten. Weitere Angaben finden sich in den Tabellen zu der Arbeit von WEYER (1928). Einige Bemerkungen über die Überwinterung der Ernteameisen in Macedonien finden sich bei DOFLEIN (1920). Ich selbst (EIDMANN, 1926, 1928, 1929, 1931) habe in meinen verschiedenen Arbeiten über die Koloniegründung der Ameisen besonders auf den zeitlichen Verlauf dieser Periode und die Überwinterung des entstehenden Staates hingewiesen. In einer weiteren Arbeit über die Biologie der Roßameise *Camponotus herculeanus* L. (1929) habe ich über die Überwinterung dieser Art ausführlicher berichtet und auch in verschiedenen anderen Veröffentlichungen über die Ameisen von Labrador (1933), von Westchina und Tibet (1941) und vom Nanga Parbat (1942) Angaben über die Überwinterung einzelner Arten gemacht. Auf diese und andere in der myrmekologischen Literatur zerstreute Angaben werde ich später noch öfters hinzuweisen haben.

2. Beobachtungen an überwinternden Ameisenkolonien.

In diesem Abschnitt soll auf Grund zahlreicher Untersuchungen von Freilandkolonien über die Zusammensetzung der überwinternden Ameisenstaaten sowie ihre räumliche Verteilung in den Nestern berichtet werden. Die Beobachtungen wurden in der Weise gemacht, daß die Nester, die teilweise schon im vorhergehenden Sommer markiert worden waren, im Winter vorsichtig geöffnet wurden. Die Kolonie, die sich meist in Kältestarre befand, wurde dann auf ihre Zusammensetzung hin untersucht, teilweise auch quantitativ ausgewertet, sowie ihre Verteilung im Nest

festgestellt. Dabei konnten vielfach auch noch Feststellungen über die Nestarchitektur sowie andere ökologische Eigentümlichkeiten gemacht werden, die — wenigstens soweit sie zur Überwinterung in Beziehung stehen — hier auch mitgeteilt werden sollen. Die Nester baumbewohnender Arten wie *Camponotus herculeanus* L. und *Lasius fuliginosus* L. wurden durch Fällen und Öffnen der bewohnten Stämme, eventuell durch Stockrodung freigelegt. Die Erdnester wurden aufgegraben, was manchmal wegen der gefrorenen oberen Bodenschicht nicht leicht war, aber den Vorteil hatte, daß dann Gänge und Kammern erhalten blieben, und die Innenarchitektur des Nestes klar zutage trat.

Bei meinen Beobachtungen war ich bestrebt, möglichste Vollständigkeit, wenigstens der wichtigeren, einheimischen Arten, zu erreichen, jedoch gelang es mir nicht, überwinternde Kolonien zweier sehr charakteristischer Arten, nämlich *Tetramorium caespitum* L. und *Formica sanguinea* LATR. zu untersuchen. Die Beobachtungen sind im folgenden in der systematischen Reihenfolge der Arten aufgeführt.

I. *Myrmicinae.*

1. *Myrmica (Manica) rubida* LATR.

M. rubida, unsere größte *Myrmicine*, ist auch an ihrem bevorzugten Aufenthalt in den höheren Lagen nicht gerade als häufig zu bezeichnen. Daher konnte ich nur wenige Beobachtungen machen, die auf die Überwinterung dieser Art Licht werfen.

Im März 1926 fand ich in einem großen Erdnest in der Umgebung von München zahlreiche Männchen, die in dem gleichen Nest auch noch im April, Mai und Juni zu finden waren. Männliche Puppen, die an Größe, Habitus und den wohlausgebildeten Flügelscheiden leicht von Arbeiterpuppen zu unterscheiden sind, waren jedoch erst im Hochsommer im Nest anzutreffen. Um über die Zeit des Schlüpfens der Männchen Aufschluß zu erhalten, isolierte ich einen Teil der Kolonie anfangs Herbst in einem künstlichen Nest und konnte beobachten, daß sämtliche Männchen schon vor dem Eintritt der kalten Jahreszeit geschlüpft waren. Es kann demnach kein Zweifel bestehen, *daß die geflügelten Geschlechtstiere im Nest überwintern*, um erst im nächsten Jahr zum Hochzeitsflug auszuschwärmen, was ich bereits früher (1926) geäußert habe. Anders läßt sich das Vorkommen von Männchen im Spätwinter und zeitigen Frühjahr in den Nestern kaum erklären.

In dem hier erwähnten Freilandnest von *M. rubida*, das ich mehrere Jahre unter Beobachtung hielt, habe ich niemals geflügelte Weibchen, sondern immer nur Männchen beobachtet. Es scheint demnach, daß die Kolonien dieser Ameise in organizistischem Sinn getrenntgeschlechtlich sein können, wie dies auch von verschiedenen anderen Arten bekannt ist.

Der Fall, daß die geflügelten Geschlechtstiere in den Kolonien überwintern, steht bei *M. rubida* nicht allein da. *Camponotus herculeanus* L.

verhält sich ebenso, doch sind diese beiden Arten die einzigen unserer heimischen Fauna, von denen mir ein Überwintern der jungen Geschlechtstiere bekannt geworden ist. Es handelt sich hier um eine Einrichtung, die einen möglichst frühen Hochzeitsflug ermöglicht, was wiederum auf den zeitlichen Ablauf der Koloniegründung nicht ohne Einfluß ist. Auf diese Verhältnisse soll jedoch erst später noch im Zusammenhang näher eingegangen werden.

2. *Myrmica rubra laevinodis* NYL.

M. rubra L. ist in ihrer Subspezies *laevinodis* NYL. eine unserer häufigsten Myrmicinen, die besonders humide, vegetationsreiche Gebiete mit schweren Böden liebt. Sie legt mit Vorliebe Erdnester unter Steinen an; die Kolonien sind polygyn. Ich konnte verschiedene Kolonien im Herbst und Winter untersuchen und gebe die dabei gemachten Beobachtungen zunächst in jahreszeitlicher Folge wieder.

a) 17. 10. 29. Hann. Münden. Erdnest unter einem flachen Stein in stark geröllhaltigem Boden. Bei zwar kühlem, aber sonnigem Wetter, das den Stein durch Insolation erwärmte, hielt sich ein großer Teil der Kolonie in den höchstgelegenen Gängen und Kammern unmittelbar unter dem Stein auf. Dabei befanden sich zahlreiche kleine Larven. Ein in der Nähe liegendes anderes Nest von ähnlicher Nestarchitektur zeigte die gleichen Verhältnisse. Die in den beiden Kolonien vorhandenen Larven gehörten wohl sämtlich dem ersten und zweiten Stadium an. In den beiden Nestern konnten einige Wurzellausställe mit Gruppen kleiner Aphiden an Graswurzeln beobachtet werden. Die Läuse wurden beim Aufheben des Steines von den Arbeiterinnen alsbald ins Nestinnere gebracht.

b) 31. 12. 28. Neufahrn, Oberbayern. Erdnest unter einem flachen Stein auf einer Wiese. Unter dem Stein befanden sich weite Kammern, in denen zahlreiche Wurzelläuse an Graswurzeln festgesaugt saßen. In jedem dieser Wurzellausställe befanden sich einige Arbeiterinnen. Die tiefer im Boden überwinternde Kolonie konnte nicht freigelegt werden.

c) 2. 3. 28. Geisenfeld, Oberbayern. Eine kleine Kolonie wurde in einem verlassenen Nesthügel von *Lasius flavus* FABR. aufgedeckt. Der aus Erde bestehende, von einer dichten Grasnarbe überzogene Hügel war fest gefroren. Die überwinternde *laevinodis*-Kolonie befand sich, zu einem Klumpen zusammengedrängt, in Kältestarre in einer einzigen großen Kammer. In der Mitte dieser Überwinterungstraube fand sich eine flügellose Königin und die Brut. Letztere bestand aus zahlreichen Larven verschiedener Größe; Eier und Puppen waren nicht vorhanden.

Diese 3 Funde vom Herbst, Winter und Vorfrühling zeigen, daß *M. rubra laevinodis* mit Larven überwintert. Einige Angaben anderer Autoren bestätigen dies. So fand FOREL (1920, S. 302) am 8. 1. 1870 eine Kolonie mit Larven und WEYER (1928, S. 467) gibt an, am 7. 2. 26 in der Nähe von Tübingen eine Kolonie von *Myrmica* (die Spezies ist nicht genannt) mit Brut gefunden zu haben.

Unter meinen Funden ist c besonders wichtig, da hier die überwinternde Kolonie gefunden wurde. Diese bildete eine Überwinterungstraube, in deren Zentrum Königin und Brut eingeschlossen waren. Wie die später noch mitzuteilenden Beobachtungen zeigen werden, ist diese Anordnung für alle mit Brut überwinternden Arten durchaus charakteristisch. Stets wird die Peripherie der Überwinterungstraube von den

dichtgedrängten Leibern der Arbeiterinnen gebildet, welche die Königin und Brut umschließen. Bemerkenswert ist auch, daß weder Eier noch Puppen in der überwinternden Kolonie gefunden wurden. Auch dies trifft für alle Arten, die ich beobachten konnte zu, und es scheint eine allgemeine Regel zu sein, daß bei den Ameisen im Gegensatz zu vielen solitären Insekten die latenten Stadien nicht überwintern.

Ich habe zwar keine geflügelten Geschlechtstiere in der von mir untersuchten Kolonie gefunden, doch war diese noch relativ jung und vermutlich noch nicht geschlechtsreif. WELLENSTEIN fand am 19. 3. 29 bei Daun in der Eifel mehrere geflügelte Weibchen in einem Erdnest dieser Art und DONISTHORPE (1927, S. 121) beobachtete am 17. 5. 23 in der Nähe von Oxford 4 geflügelte Weibchen in einer Kolonie, von denen er annimmt, daß sie überwintert hätten. Wenn auch diese Annahme angesichts der vorgerückten Jahreszeit nicht ausreichend begründet erscheint, so muß doch, besonders im Hinblick auf die WELLENSTEINsche Beobachtung, die Möglichkeit der Überwinterung geflügelter Geschlechtstiere bei *M. rubra* zugegeben werden, eine Frage, die durch weitere Untersuchungen überwinternder Kolonien noch zu klären sein wird.

M. rubra laevinodis ist, wie fast alle *Myrmica*-Arten, eine eifrige Blattlausbesucherin, die man im Sommer bei allen möglichen Aphidenarten in der Nähe ihrer Nester antreffen kann. Wie viele andere zur Trophobiose neigenden Arten unserer heimischen Ameisenfauna besucht sie auch Wurzelläuse und hält sich solche in besonderen als „Wurzellausställe“ bezeichneten unterirdischen Nestkammern. Es ist daher verständlich, daß man auch im Winter meist Wurzelläuse in ihren Nestern findet. In den von mir beobachteten Fällen fanden sich stets in den mit Wurzelläusen besetzten Kammern einige Arbeiterinnen, selbst dann, wenn sich die Kolonie an einer ganz anderen Stelle des Nestes zur Überwinterung konzentriert hatte. Diese Beobachtung konnte ich auch bei anderen wurzellauszüchtenden Arten, insbesondere den Angehörigen der Gattung *Lasius* s. str. machen. Niemals fanden sich Aphiden in der Überwinterungstraube. Es läßt sich demnach sagen, daß die in den Ameisennestern überwinternden Wurzelläuse nicht in die überwinternde Kolonie einbezogen, sondern an ihren Wurzeln belassen werden, daß ihnen aber auch im Winter besondere Arbeiterinnen als Wächter beigegeben werden bzw. daß die Wächter auch im Winter bei ihren Schützlingen bleiben, selbst wenn sich die Kolonie in einen anderen Abschnitt des Nestbereichs zur Überwinterung zurückgezogen hat. Ich werde auf diese Verhältnisse später noch im Zusammenhang genauer eingehen, möchte jedoch hier schon bemerken, daß die Wurzelläuse bis zu einem gewissen Grade auch als eine winterliche Nahrungsreserve der Kolonie aufgefaßt werden können, denn, wie mir Dr. BÖRNER mitgeteilt hat, liegt es durchaus im Bereich der Möglichkeit, daß die von mir gefundenen Aphiden „auch während des Winters bei Temperaturgraden über 0°

Nahrung zu sich nehmen und vereinzelt sogar Junge absetzen". Damit kommen sie aber auch unter diesen Umständen als Nahrungsspender in Betracht, und das dürfte insbesondere für die Zeit des Erwachens der Kolonie im Frühjahr als erste Nahrungsquelle nicht ohne Bedeutung sein.

Zusammenfassend läßt sich demnach sagen, daß *M. rubra laevinodis* mit Larven überwintert, die aus Eiern stammen, welche noch im Herbst abgelegt wurden. Möglicherweise überwintern auch geflügelte Geschlechtstiere. Zur Überwinterung konzentriert sich die Kolonie in der Tiefe des Nestes in einer oder wenigen Kammern und verfällt in Kältestarre, wobei eine Überwinterungstraube gebildet wird, deren Peripherie die Arbeiterinnen einnehmen, und in deren Zentrum die Königin und Larven eingeschlossen werden. Latente Stadien, also Eier und Puppen überwintern nicht. Die Wurzelläuse bleiben, soweit solche in den Nestern gehalten werden, im Winter in ihren Wurzellausställen an den Wurzeln festgesaugt; einige Arbeiterinnen bleiben auch im Winter als Wächter bei ihnen.

3. *Myrmica scabrinodis* Nyl.

Am 21. 2. 30 fand ich im Reinhardswald bei Hann. Münden (Forstamt Gahrenberg) auf einer Waldwiese eine Kolonie der typischen Form von *M. scabrinodis* (det. Dr. C. Menozzi, Chiavari). Die kleine Kolonie hatte ihr Nest in der Peripherie eines großen Nesthügels von *Lasius flavus* Fabr. zwischen den Wurzeln der die Hügeloberfläche überziehenden Grasnarbe angelegt. Die Gänge und Kammern lagen oberflächlich; das Nest erstreckte sich nicht in die tiefere frostfreie Bodenschicht, sondern lag in ganzer Ausdehnung in der oberen, hartgefrorenen Frostzone. Die in Kältestarre liegende Kolonie hatte genau wie *laevinodis* kleine Larven bei sich. Dies dürfte für die Gattung *Myrmica* überhaupt ganz allgemein zutreffen.

4. *Myrmecina graminicola* Latr.

Von dieser, bei uns nicht gerade häufigen Art fand ich nur ein einziges Mal durch Zufall eine überwinternde Kolonie. Ich entdeckte dieselbe am 21. 2. 30 an der Peripherie desselben Nesthügels von *L. flavus*, der auch das schon erwähnte Nest von *M. scabrinodis* beherbergte. Es handelte sich um eine kleine Kolonie von einigen Dutzend Individuen, die ihr Nest unmittelbar an der Grenze des Nestbereichs der großen und sehr volkreichen *flavus*-Kolonie aufgeschlagen hatte. Das Nest war klein und reichte nur etwa 10 cm tief in den Boden hinein. Es war ein reines Erdnest ohne einen deckenden Stein und bestand aus wenigen Kammern, die zwischen den Graswurzeln miniert waren und sich nicht in die frostfreie Bodenregion hinab erstreckten. Die überwinternde Kolonie befand sich daher in ihrer ganzen Ausdehnung in der hartgefrorenen oberen Erdschicht. Sie war in Kältestarre in wenigen Kammern zusammengedrängt, mitten unter den Arbeiterinnen befand sich die Königin sowie einige kleine Larven. Eier und Puppen waren nicht

vorhanden. *M. graminicola* überwintert demnach mit Larven, was auch DONISTHORPE (1927, S. 85) berichtet. Dieser Autor schreibt darüber: „The ants pass the winter in the larval state and are piled on each other in a heap by the workers".

5. *Leptothorax (Mychothorax) acervorum* FABR.

Die *Leptothorax*-Arten gehören in vielen Gegenden zu den selteneren Ameisen unserer heimischen Fauna. Ich fand nur ein einziges Mal, und zwar am 29. 1. 28 bei Lenggries (Oberbayern), eine überwinternde Kolonie. Das Nest befand sich unter der Rinde eines alten Pappelstockes und enthielt nur einige Dutzend Arbeiterinnen mit einer Königin; Brut war nicht vorhanden. Die Tiere befanden sich eng zusammengedrängt in Kältestarre, wurden aber im warmen Sonnenschein bald lebhaft.

Man könnte daraus folgern, daß *L. acervorum* ohne Brut überwintert, doch dürften einer solchen Annahme verschiedene Beobachtungen früherer Autoren widersprechen. So teilt FOREL (1920, S. 290) mit, daß er im März 1868 bei Zürich Larven jeder Größe gefunden habe, deren Überwinterung durchaus möglich erscheint. Auch DONISTHORPE (1927, S. 169) fand am 7. 3. 10 bei Weybridge (England) zwei Kolonien, deren jede einige Larven enthielt. Schließlich hat auch noch BÖNNER (1915, S. 73) am 25. 2. 14 in Dänemark (Lynbymoor) eine Kolonie von *L. acervorum* unter der Rinde eines Birkenstämmchens gefunden, die kleine Larven enthielt. Die Überwinterung dieser Larven kann wohl mit Sicherheit angenommen werden. Es dürfte nach diesen Angaben kaum einem Zweifel unterliegen, daß auch *L. acervorum* mit Larven überwintert.

Über die Überwinterung der anderen deutschen Myrmicinen liegen mir keine eigenen Beobachtungen vor. Ich muß mich daher darauf beschränken, die mir bekannten Literaturangaben heranzuziehen. *Solenopsis fugax* LATR. überwintert mit Larven, wie aus einer Angabe FORELS (1920, S. 286) hervorgehen dürfte: „En effet, les oeufs sont déjà pondus en partie, souvent du moins, en automne. Dès le mois d'avril les larves grossissent, mais très lentement". Auch für *Tetramorium caespitum* L. dürfte Überwinterung mit Larven anzunehmen sein. FOREL (1920, S. 287) gibt an: „Les oeufs sont souvent pondus en automne, en partie du moins, et éclosent souvent aussi à cette époque. Je trouvai p. ex. une foule de petites larves dans plusieures fourmilières le 9. X.".

Wie meine Beobachtungen und die Literaturangaben dartun, überwintern die wichtigsten und häufigsten unserer einheimischen Myrmicinen mit Larven.

II. Formicinae.

Die Unterfamilie der Formicinen ist in unserer einheimischen Fauna zwar nicht artenreicher als die der Myrmicinen, doch ist die Populationsdichte der hierher gehörenden Arten im allgemeinen weit größer als bei diesen. Unsere größten, auffallendsten und häufigsten Ameisen, wie

Camponotus herculeanus L., *Formica rufa* L., *fusca* L. und *sanguinea* Latr., *Lasius niger* L. und *flavus* Fabr. sind Formicinen. Ihre Kolonien sind meist individuenreicher, ihre Nester vielfach durch die Hügelbauten auffallender und auch im Winter leichter aufzufinden als die der mehr versteckt lebenden Myrmicinen. Diese Gründe sind es vor allem, die es mir ermöglichten, weit mehr Beobachtungen an überwinternden Kolonien der Formiciden zu machen als bei jenen.

1. *Lasius (Dendrolasius) fuliginosus* Latr.

Die größte deutsche *Lasius*-Art, *L. fuliginosus*, ist durch ihre Kartonnester bekannt, die sie mit Vorliebe in hohlen Bäumen anzulegen pflegt. Ende Februar 1928 konnte ich im bayrischen Forstamt Geisenfeld ein großes Nest dieser Art freilegen, und die äußerst volkreiche Kolonie, die sich in winterlicher Kältestarre befand, untersuchen. Ich hatte das Nest bereits im Sommer 1926 aufgefunden. Es befand sich in einer alten hohlen Fichte, an deren Basis die Nestöffnung lag, eine schmale etwa 10 cm hohe Öffnung, aus der eine stark begangene Straße zu einem etwa 30 m entfernt stehenden, mit Aphiden besetzten Baum führte. Durch Perkussion ließ sich feststellen, daß der das Nest enthaltende Stamm bis zu beträchtlicher Höhe hohl war. Er wurde markiert, um später gefällt und geöffnet zu werden. Die Gelegenheit hierzu bot sich im übernächsten Winter und ergab den folgenden, zum Teil überraschenden Befund hinsichtlich der Nestarchitektur und des Aufenthaltsortes der überwinternden Kolonie.

Am 27. 2. 28 wurde die das Nest enthaltende Fichte gefällt; der Stamm wurde 25 cm über dem Boden durchgesägt und zeigte folgende Maße: Durchmesser an der Schnittstelle 70 cm; Stammlänge (ohne Stock) 29,3 m. Die ausgefaulte Höhlung im Stamminneren erstreckte sich bis zu 3,55 m in den Stamm hinauf; Durchmesser der Höhlung an der Schnittstelle 34 cm; das Alter des Stammes betrug 151 Jahre.

Der Schnitt führte mitten durch das Nest, das die Stammbasis an der Schnittstelle völlig ausfüllte (Abb. 1). Es war ein typisches Kartonnest von schwarzbrauner Farbe aus einer in frischem Zustand leicht bröckelnden Kartonmasse. Es erstreckte sich etwa 70 cm in die Stammhöhlung hinauf, sich dabei nach oben leicht verjüngend, so daß es im ganzen etwa die Form eines Bienenkorbes hatte. Den Abschluß nach oben bildeten große, muschelförmige Kartonlamellen. Mit seiner Basis war das Nest an den Wänden der Höhlung verankert und erstreckte sich noch weit in eine mächtige, oberflächlich verlaufende hohle Wurzel hinein. Der Eingang führte zunächst in einen ziemlich geräumigen Vorraum, dessen Decke und Wände von dem Kartonnest gebildet wurden, und dessen Boden aus dem Holz des unversehrten Wurzelabschnittes bestand, das mit Schutt und Sand bedeckt war.

Das Nest war zu meinem Erstaunen auch in seinem tief in die hohle Wurzel reichenden Abschnitt völlig leer und unbewohnt. Ich beschloß

daher, den Stock ausgraben zu lassen, um über den Verbleib der überwinternden Kolonie Aufschluß zu erhalten. Dieses Vorhaben wurde wenige Tage später, am 2. 3. 28, ausgeführt und zwar in der Weise, daß die Erde in weitem Umkreis um den Baumstumpf aufgegraben, die Wurzeln durchgetrennt und der ganze Stock unzerteilt herausgehoben wurde. Dabei ergab sich folgender interessanter Befund: Unter der hohlen

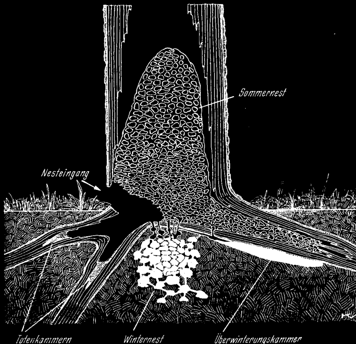


Abb. 1. Schematischer Schnitt durch ein Cartonnest von *Lasius fuliginosus* LATR. in einem hohlen Baumstamm (Geisenfeld, 27. 2. 28).
In dieser, wie in den folgenden Abbildungen sind die von der überwinternden Ameisenkolonie bewohnten Nestabschnitte schwarz eingezeichnet.

Wurzel, die den erwähnten Ausläufer des Nestes enthielt, lag eine langgestreckte flache Kammer ohne Kartonauskleidung, deren Decke von der Unterseite der Wurzel und deren Boden von dem mineralischen Boden gebildet wurde. Diese Kammer stand durch einige Schächte, welche die Wandung der hohlen Wurzel durchbohrten, mit dem in dieser enthaltenen Kartonnest in Verbindung und war mit Tausenden und Abertausenden von Arbeiterinnen angefüllt, die dicht aneinander gedrängt in Kältestarre lagen. Diese Überwinterungstraube enthielt weder Brut noch eine Königin.

Die geschilderte Überwinterungskammer enthielt jedoch keineswegs die gesamte überwinternde Kolonie. Der Hauptteil derselben befand sich

vielmehr in einem besonderen Erdnest, das im mineralischen Boden und zwar unmittelbar unter dem Zentrum des oberirdischen Nestes, mitten unter der Stammbasis eingebaut war. Mit dem Hauptnest war es durch einige Gänge, die die Stammbasis durchbrachen, verbunden. Ich möchte das oberirdische Kartonnest als „Sommernest", da es im Winter unbewohnt war, das unterirdische, den Hauptteil der überwinternden Kolonie enthaltende Nest als „Winternest" bezeichnen. Ob letztere Bezeichnung wirklich das Richtige trifft, muß allerdings noch dahingestellt bleiben, da es mir nicht bekannt ist, ob das Winternest nicht auch im Sommer bewohnt wird. Auf Abb. 1 sind, wie auf allen folgenden schematischen Darstellungen, die Nestabschnitte, die den Aufenthaltsort der überwinternden Kolonie darstellen, schwarz gezeichnet.

Die Architektur des Winternestes unterschied sich wesentlich von der des Sommernestes. Es befand sich, wie erwähnt, in ganzer Ausdehnung im mineralischen Boden und war, wie die Struktur der Hohlräume ohne weiteres erkennen ließ, von den Ameisen ausgegraben worden. Es war also nicht etwa ein bereits vorhandener Hohlraum benutzt worden. Die Wand der Nestkammern bestand aus Karton; es handelte sich also gleichfalls um ein Kartonnest, das in die im Boden ausgeschachtete Höhlung eingebaut war. An Größe stand es dem Sommernest ganz wesentlich nach (die Größenverhältnisse sind auf Abb. 1 zu ersehen). Die Kartonmasse des Winternestes enthielt zahlreiche Sandkörnchen, so daß die Kammerwände aussahen, als seien sie mit einem matt schimmernden Überzug versehen (Abb. 2). Die Kammern selbst waren erheblich größer und erreichten durchschnittlich die doppelte bis dreifache Größe derjenigen des Sommernestes. Dies dürfte damit zusammenhängen, daß sich die überwinternde Kolonie in diesen großen Kammern besser zusammendrängen kann als in kleinen Räumen. Der Unterschied in der Kammergröße geht aus einem Vergleich der Abb. 2 und 3 deutlich hervor. Beide zeigen je ein etwa gleichgroßes Bruchstück der beiden Nestabschnitte und sind in gleichen Maßstäben aufgenommen.

Das Winternest enthielt, wie erwähnt, den Hauptteil der überwinternden Kolonie. Derselbe bestand aus großen Mengen von Arbeiterinnen und etwa ebenso viel, vielleicht noch mehr Larven, die im Zentrum der dichtgedrängten Arbeitermassen aufgestapelt waren. Die Larven verteilten sich auf 2 Größen, mittelgroße und völlig erwachsene. Von letzteren ist anzunehmen, daß sie im Frühjahr sehr bald zur Verpuppung schreiten und Arbeiter ergeben würden, daß also bereits zu Beginn der warmen Jahreszeit ein starker Zuwachs aktiver Arbeitskräfte der Kolonie zur Verfügung stehen wird. Ganz junge, frisch geschlüpfte Larven waren nicht vorhanden, ebenso wenig Eier oder Puppen. In anderen Nestabschnitten als dem Winternest fand sich keine Brut.

Vergeblich habe ich versucht, die Königin des Ameisenvolkes aufzufinden; ich nehme jedoch an, daß sie sich auch im Winternest befand

das infolge der Stockrodung teilweise verschüttet war und nur schwer freigelegt werden konnte. In der Überwinterungskammer unter der hohlen Wurzel befand sie sich jedenfalls nicht, deren Inhalt genau untersucht wurde, so daß ein anderer Überwinterungsort als das Winternest für sie kaum in Frage kommen dürfte.

Daß *L. fuliginosus* mit Larven überwintert, konnte ich noch in einem zweiten Fall feststellen. Am 18. 4. 25 öffnete ich in der Umgebung von Babenhausen (Hessen) ein großes Kartonnest dieser Art, das sich in der mächtigen hohlen Wurzel einer riesigen, etwa 500jährigen Eiche befand. Die Brut bestand fast ausschließlich aus verpuppungsreifen Larven, die — daran ist in Anbetracht der frühen Jahreszeit nicht zu zweifeln — überwintert haben mußten. Auch DONISTHORPE (1927, S. 221) schreibt, daß *fuliginosus*-Larven das ganze Jahr über vorkommen. Ob damit auch der Winter gemeint ist, geht aus der betreffenden Stelle allerdings nicht eindeutig hervor.

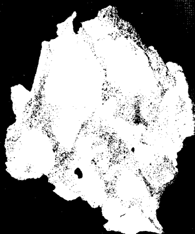


Abb. 2. Bruchstück des Winternestes von *Lasius fuliginosus* LATR. mit großen Kammern und zahlreichen in den Karton eingebauten Sandkörnern.

Erwähnt sei noch, daß in dem Geisenfelder *fuliginosus*-Nest einige kleinere hohle Seitenwurzeln als Totenkammern oder besser gesagt Abfallkammern dienten. In ihnen waren die Abfälle der Kolonie, darunter zahlreiche tote Ameisen, aufgestapelt. Hier fanden sich auch zwei große Larven der zu den Stratiomyiden gehörigen Diptere *Ephippiomyia thoracica* LATR. (det. Dr. E. O. ENGEL, München), auffallende Tiere, die bereits RÉAUMUR bekannt waren und ausschließlich bei Ameisen vorkommen. Die Larven einer verwandten Art, *Ephippiomyia ephippium* FABR., leben gleichfalls bei *L. fuliginosus* und wurden bei dieser Ameise schon von SIEBOLD festgestellt.

Unter den Ameisen, die das Winternest bevölkerten, fing ich ferner ein Exemplar des Staphyliniden *Zyras cognatus* MÄRKEL (det. O. SCHEERPELTZ, Wien). Die Arten der Gattung *Zyras* STEPH. leben nach REITTER (1909, S. 42) als regelmäßige Gäste bei Ameisen. Nach WASMANN (1894, S. 74) sind dieselben zwar gleich den *Myrmoecia*, *Myrmedonia* und *Astilbus* myrmecophag und halten sich mit Vorliebe in der Nähe von Ameisen auf, jedoch sind sie nicht als regelmäßig myrmecophil zu betrachten. Die normale Wirtsameise von *Z. cognatus* ist *L. fuliginosus*. Die beiden hier genannten Mitbewohner der überwinternden *fuliginosus*-Kolonie wurden

nur zufällig von mir gefunden, eine genauere Untersuchung nach Myrmekophilen habe ich nicht durchgeführt.

Überblickt man die Ergebnisse dieser Beobachtungen, so geht zunächst daraus hervor, daß *L. fuliginosus* mit Larven überwintert. Weiter ergeben sich Besonderheiten der Nestarchitektur, die zweifellos mit der Überwinterung in unmittelbarem Zusammenhang stehen, nämlich in erster Linie das Vorhandensein eines Winternestes, d. h. eines von dem Hauptnest gesonderten Nestabschnittes, in den sich die Kolonie während des Winters mit ihrer Brut zurückzieht. Durch die unterirdische Anlage und die Größe seiner Kammern ist derselbe für die Überwinterung besonders geeignet. Er bietet seinen Insassen nicht nur einen besseren Schutz gegen Feinde, sondern auch gegen allzu starke Temperatursenkungen als das Sommernest.



Abb. 3. Bruchstück des Sommernestes von *Lasius fuliginosus* LATR. mit kleinen Kammern und sandfreiem Karton.

Beachtenswert ist ferner die Teilung der Kolonie in zwei getrennt überwinternde Teile. Bei dieser Feststellung könnte man allerdings der Ansicht sein, daß es sich hier um eine Ausnahme handelt, der keine allgemeine Bedeutung zukommt, daß in dem vorliegenden Fall das Winternest zu klein war, um die ganze Kolonie aufzunehmen, und daß sich infolgedessen ein Teil derselben ein anderes Winterquartier suchen mußte. Hiergegen sprechen jedoch verschiedene Überlegungen. Zunächst das Vorhandensein der großen Überwinterungskammer mit dem brutlosen Teil der Kolonie, denn diese große Kammer war doch offenbar im Hinblick auf die Überwinterung besonders angelegt worden. Wenn obige Annahme zuträfe, hätte man aber viel eher erwarten müssen, daß der im Winternest nicht platzfindende Teil der Kolonie in einem Abschnitt des Hauptnestes überwintert hätte. Auch die Trennung der Kolonie in einen mit und einen ohne Brut überwinternden Teil gibt zu denken. Diese Trennung war so auffallend, daß sie kaum eine zufällige sein dürfte. Ich halte es für möglich, daß in dieser Trennung die während der sommerlichen Tätigkeitsperiode herrschende Arbeitsteilung zum Ausdruck kommt, und daß das Winternest der Brut und den mit ihrer Pflege betrauten Individuen, die Überwinterungskammer dagegen den im Außendienst tätigen Tieren

vorbehalten ist. Die vorliegende, zunächst noch einzige Beobachtung dieser Art gestattet allerdings keine Verallgemeinerung, doch möchte ich immerhin auf die Möglichkeit einer solchen Gesetzmäßigkeit, die durch weitere Beobachtungen noch zu bestätigen wäre, hinweisen. Jedenfalls bestehen zwischen der Überwinterung und Arbeitsteilung Beziehungen, über die später noch die Rede sein wird, die einen solchen Zusammenhang nicht ohne weiteres abzulehnen gestatten.

2. *Lasius niger* L.

L. niger, die schwarzbraune Gartenameise oder Wegameise, wie sie auch genannt wird, kann wohl als unsere häufigste einheimische Ameise bezeichnet werden. Sie ist weitgehend euryoek und stellt keine großen Anforderungen an die besonderen Bedingungen des Biotops. Sie ist im Walde nicht weniger häufig als im offenen Gelände, sie kommt im humiden wie im ariden Klima, auf schwerem wie leichtem Boden vor. Vielerorts ist sie so verbreitet, daß man im Walde kaum einen alten Stock öffnen, im offenen Gelände kaum einen Stein umdrehen kann, ohne eine größere oder kleinere Kolonie dieser Art aufzudecken. Es fiel mir daher leicht, im Winter zahlreiche Nester aufzufinden, wenn es auch nicht immer einfach war, bis zu der überwinternden Kolonie vorzudringen. Im folgenden gebe ich zunächst meine Beobachtungen in jahreszeitlicher Folge wieder.

17. 10. 29; Hann. Münden. Zahlreiche Erdnester unter flachen Steinen aufgedeckt; sämtliche Kolonien enthielten reichlich Eier, teilweise auch schon frisch geschlüpfte Larven, die in den oberen Kammern unter den von der Sonne durchwärmten Steinen aufgehäuft waren.

21. 10. 28; München. Mehrere Erdnester unter Steinen auf einer Wiese enthielten sämtlich zahlreiche Eier, aber keine Larven.

26. 10. 28; Eglharting (Oberbayern). Große Kolonie in einem Erdnest mit Erdkuppel. Zahlreiche Eier vorhanden, die, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, bereits deutlich sichtbare Larven enthielten, die offenbar kurz vor dem Ausschlüpfen standen.

1. 11. 28; München. Erdnest unter einem Stein auf einer Wiese. Zahlreiche Eier mit schlüpfreifen Larven vorhanden, von denen ein Teil im Begriff war, die Eihülle zu sprengen. Ein anderes Nest, das ebenfalls zahlreiche Eipakete enthielt, fiel durch große Wurzellausställe auf, welche mit dicken grünen Aphiden dicht besetzt waren.

4. 12. 27; München. Erdnest unter einem flachen Stein mit zahlreichen oberflächlich liegenden Wurzellausställen. In jedem derselben waren neben den an Graswurzeln sitzenden Läusen einige Arbeiterinnen vorhanden. Auch später, bei tiefem Schnee und starkem Frost, als ich das Nest nochmals öffnete, hatte sich die Lage nicht geändert, doch lagen die Wurzellauswächter in Kältestarre. Die Kolonie selbst, die offenbar in den tieferen Nestpartien überwinterte, wurde nicht aufgedeckt.

31. 12. 28; Neufahrn (Oberbayern). Erdnest unter einem Stück Holz im Walde zwischen Neufahrn und Starnberg. Die überwinternde Kolonie fand sich tief im humösen Boden in einer einzigen Kammer zusammengedrängt in Kältestarre. Brut war nicht vorhanden.

14. 1. 27; Bad Tölz (Oberbayern). Nest in einem anbrüchigen Fichtenstock, dessen Holz von den Gängen und Kammern durchsetzt war. Der noch ziemlich feste Stock konnte aus dem Boden gehoben werden, und es zeigte sich, daß die gesamte Kolonie in einer einzigen großen Überwinterungskammer mitten unter dem

Baumstumpf, gedeckt von dem noch verhältnismäßig wenig vermoderten zentralen Teil des Stockes, versammelt war (Abb. 4). Die in Kältestarre liegenden Ameisen bildeten eine stark zusammengeballte Überwinterungstraube, die einen großen Ballen von Larven umschloß. Die Larven befanden sich fast durchweg im ersten Stadium. Ältere Larven fanden sich nur in sehr geringer Anzahl. Eier und Puppen waren nicht vorhanden. Weitere Kolonien am gleichen Fundort zeigten ähnliche Verhältnisse, *enthielten aber teilweise keine Brut.*

26. 2. 28; Walchensee (Oberbayern), Ostufer. Nest in einem völlig vermoderten Buchenstumpf, der an einem bewaldeten Hang auf dem Boden lag. Beim Umwälzen des Stockes wurde die überwinternde Kolonie freigelegt, die in einigen großen Kammern in dem Mulm zwischen Holz und Boden in Kältestarre dicht zusammengedrängt war. Brut war nicht vorhanden.

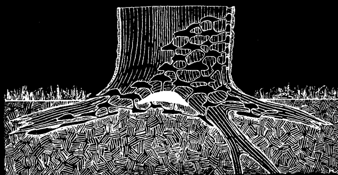


Abb. 4. Nest von *Lasius niger* L. im Wurzelstock einer Fichte (Bad Tölz, 14. 1. 27). Die überwinternde Kolonie befand sich in der schwarzgezeichneten Nestkammer.

28. 3. 29; Darscheid (Eifel). Mehrere Erdnester, teilweise unter flachen Schieferplatten am Waldrand, die sämtlich 3—4 mm lange Larven enthielten (beobachtet: Wellenstein).

19. 4. 25; Babenhausen (Hessen). Großes Nest in einem vermoderten Kiefernstock. Die Kolonie, die schon zu voller Tätigkeit erwacht war, enthielt sehr viel Larven, außerdem in den tieferen Nestpartien zahlreiche Eipakete.

Auch bei *L. niger* fand ich gelegentlich andere Arthropoden in den winterlichen Nestern, wenn ich auch hier genau so wenig wie bei den anderen Ameisenarten besonders nach Gästen gesucht habe. Am 29. 2. 28 fing ich in den Kammern eines Erdnestes zwei Staphyliniden (det. Dr. O. Scheerpeltz, Wien): *Othius punctulatus* Goeze und *Paederus brevipennis* Boild. Lac. Beide sind zweifellos Arten, die nur die leeren Kammern des *niger*-Nestes als willkommenes Versteck zur Überwinterung benutzt haben. Am 4. 12. 27 fand ich in einem anderen Erdnest bei München (s. oben) unmittelbar neben den durch die Kälte erstarrten Ameisen zwei andere Staphyliniden, *Tachyporus hypnorum* Fabr. und *Tachyporus chrysomelinus* L. ab. *basalis* Epp. Über die Beziehungen der *Tachyporus*-Arten zu ihren Wirten schreibt Wasmann (1894, S. 83): „Von unseren *Tachyporus*-Arten ist keine gesetzmäßig myrmekophil, obwohl manche derselben die Gesellschaft der Ameisen auffallend lieben“.

Das Vorkommen der von mir gefundenen Arten in der Nähe der überwinternden *niger*-Kolonie dürfte also weniger als ein Zufall zu betrachten sein. Endlich sei noch erwähnt, daß ich in dem am 26. 2. 28 am Walchensee geöffneten Nest mitten unter den überwinternden Ameisen, am Holz festsitzend, eine mittelgroße Larve von *Microdon devius* L. *(Dipt. Syrphidae)* fand. Dieser Fund ist insofern nicht uninteressant, als die genannte Art in der Regel bei Ameisen der Gattung *Formica* vorkommt.

Die Wurzelläuse in den winterlichen Nestern habe ich nur in einem Fall, nämlich aus dem *niger*-Nest in Geisenfeld (Oberbayern) am 2. 3. 28 zur Determination gesammelt. Sämtliche erbeuteten Tiere, insgesamt 47 Stück, erwiesen sich als *Forda formicaria* HEYDEN (det. Dr. C. BÖRNER, Naumburg a. d. S.) und zwar in allen Entwicklungsstadien. Von dieser Art sind, wie mir der Bearbeiter freundlichst mitteilte, keine Fundatrices bekannt, so daß er es für wahrscheinlich hält, daß es sich um eine rein virginogene Spezies ohne Sexualgeneration handelt.

Faßt man die hier mitgeteilten Beobachtungen über die Überwinterung von *L. niger* zusammen, so ergibt sich, daß auch die Kolonien dieser Ameise den Winter in der Tiefe ihrer Nester, in einer oder wenigen Kammern konzentriert, in Kältestarre verbringen. Nur in den Wurzellausställen bleiben einige Arbeiterinnen als „Wächter“ auch im Winter zurück. Interessant ist, daß die Kolonien teils mit, teils ohne Junglarven überwintern. Diese scheinbare Regellosigkeit steht jedoch mit den entsprechenden Verhältnissen bei der Koloniegründung in bestem Einklang. Wie ich in meinen verschiedenen Arbeiten über die Koloniegründung der einheimischen Ameisen (EIDMANN 1925, 1926, 1928, 1929, 1931) gezeigt habe, kann diese bei *L. niger* entweder in der Weise verlaufen, daß die befruchtete junge Königin nach dem im Hochsommer stattfindenden Hochzeitsflug alsbald mit der Eiablage beginnt und mit den jungen Larven überwintert, aus denen dann im nächsten Jahr die ersten Arbeiter hervorgehen, oder daß die Königin allein überwintert und erst im nächsten Frühjahr zur Eiablage und zur Aufzucht der Brut schreitet. Ich halte es für möglich, ja sogar für sehr wahrscheinlich, daß die Kolonien, welche mit Larven überwintern, von einer Königin der ersten, jene, die ohne Larven überwintern, von einer solchen der zweiten Koloniegründungsweise abstammen. Denn die Königin des Volkes ist ja, da *L. niger* normalerweise monogyn ist, immer noch dieselbe, welche auch die Gründung der Kolonie durchgeführt hat. Es ist aber kaum anzunehmen, daß diese bald vor, bald nach der Überwinterung zur Eiablage schreitet, sondern den schon bei der Koloniegründung durchgeführten Modus ein für allemal beibehält. Es ist gar nicht ausgeschlossen, daß es zwei sich in diesem Punkt unterscheidende Rassen, oder — um einen mehr indifferenten Ausdruck zu gebrauchen — Gruppen gibt, bei denen die Art der Koloniegründung bzw. der Zeitpunkt der Eiablage erblich fixiert ist. Der hier in so auffallender Weise zutage tretende Zusammen-

hang zwischen dem Ablauf der Koloniegründung und der Überwinterung besteht nicht nur bei *L. niger*, er ist vielmehr allgemeine Regel, und ich werde später noch zusammenfassend auf dieses interessante Problem zurückkommen.

3. *Lasius alienus* Först.

Diese mit *L. niger* nahe verwandte und früher als Subspezies von ihr angesehene Art überwintert genau so wie diese. Mir liegt hierüber nur eine Beobachtung an einer Kolonie aus Geisenfeld (Oberbayern) vor, die ich am 21. 3. 29 untersuchte. Das Nest befand sich im Boden unter einem Grasbüschel auf einer Waldblöße; die Bodentemperatur betrug + 3°, die Lufttemperatur + 11°; nachts sank die Temperatur meist noch unter den Nullpunkt, im Walde war noch reichlich Schnee vorhanden. Die Kolonie fand sich in 25—30 cm Tiefe in einigen Kammern zusammengeballt. Sie umschloß eine Partie kleiner Larven, die fast ausnahmslos dem ersten Stadium angehörten. Einige Arbeiterinnen fanden sich bereits in den oberflächlichsten Gängen und Kammern, allerdings noch wenig aktiv. Offenbar waren sie durch die ansteigende Bodentemperatur bereits aus der Kältestarre erwacht und durch die infolge der Sonnenbestrahlung in den Mittagsstunden stärker erwärmte Oberflächenschicht in die oberen Stockwerke des Nestes gelockt worden. Die Nestausgänge waren noch geschlossen, auch waren noch keine Spuren von Bautätigkeit zu sehen.

4. *Lasius (Chthonolasius) flavus* Fabr.

Die gelbe, hypogäisch lebende *L. flavus* bevorzugt Grasland mit stark durchwurzeltem, schwerem Boden. Sie bewohnt reine Erdnester, die, wenigstens bei größeren Kolonien fast immer, von einem Erdhügel überwölbt sind, der eine beträchtliche Größe erreichen kann und von dichter gras- und krautartiger Vegetation überzogen wird. An geeigneten Biotopen, wie auf vielen Waldwiesen im Reinhardswald bei Hann. Münden, ist die Populationsdichte beträchtlich; auf großen Flächen reiht sich hier Nesthügel an Nesthügel. Die Ernährung erfolgt fast ausschließlich auf dem Wege der Trophobiose mit Wurzelläusen, die in den Nestern an den Graswurzeln gezüchtet werden. Die Nester sind normalerweise nach außen völlig abgeschlossen und besitzen keine Ausgänge, nur zur Zeit des Ausschwärmens der jungen Geschlechtstiere werden, um diese zu entlassen, vorübergehend solche hergestellt. Infolge der auffallenden Erdhügel sind die Nester auch im Winter leicht aufzufinden, so daß ich eine größere Beobachtungsreihe zusammenstellen könnte, die hier nur auszugsweise in ihren Ergebnissen zur Frage der Überwinterung wiedergegeben sei.

Ich schildere zunächst die Ergebnisse der Ausgrabung eines großen Nestes von *L. flavus*, die besonders charakteristisch ist. Die Kolonie bewohnte ein großes Erdnest mit einem Nesthügel von 35 cm Höhe und 50 cm Durchmesser auf einer stark besonnten, leicht nach Süden abfallenden Waldwiese im Reinhardswald (Forstamt Gahrenberg) bei Hann. Münden (Abb. 5). Am 21. 2. 30 um 11 Uhr wurde mit der Ausgrabung

begonnen. Die Lufttemperatur betrug + 2°, die Temperatur im Innern des Nesthügels, 30 cm unter der Oberfläche, + 5°. Der gefrorene Nesthügel wurde als Ganzes abgehoben. Sein Bewuchs unterschied sich, wie üblich, deutlich von dem des umgebenden Wiesengeländes. Um die

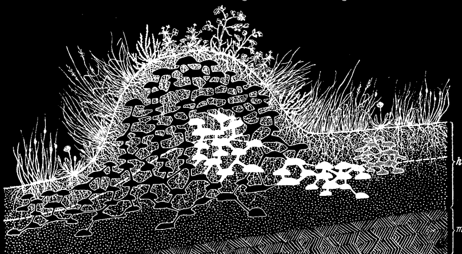


Abb. 5. Schematischer Längsschnitt durch einen Nesthügel von *Lasius flavus* FABR. im Winter (Hann. Münden, 21. 2. 30).
Die gestrichelte Linie entspricht der Grenze zwischen gefrorenem und ungefrorenem Boden; *h* humöser Boden, *m* mineralischer Boden. Rechts (schraffiert), Erdnest von *Myrmecina graminicola* LATR.

Unterschiede genauer zu erfassen, wurden Bewuchsproben zur Untersuchung mitgenommen, für deren Durchführung ich Herrn Kollegen Prof. Dr. JAHN, Hann. Münden, zu Dank verpflichtet bin. Das Ergebnis war folgendes:

		Pflanzenarten	Nesthügel	Wiese
Dicotyle Angiospermen		1. *Calluna vulgaris* (L.) HULL. . . .	x	—
		2. *Vaccinium Myrtillus* L.	x	—
		3. *Potentilla silvestris* NECK. (= *P. erecta* (L.) RAENSCH) . .	x	—
		4. *Elatine hexandra* D. C.	x	—
		5. *Hieracium pilosella* L.	—	x
Monocotyle Angiospermen	Binsen	6. *Juncus lampocarpus* EHRH. (= *J. articulatus* L.)	—	x
		7. *Juncus conglomeratus* L.	—	x
	Gräser	8. *Aira flexuosa* L. (= *Deschampsia flexuosa* (L.) TRIN.)	x	—
		9. *Festuca ovina* L.	x	—
		10. *Agrostis alba* L.	—	x
		11. *Nardus stricta* L.	x	x
Laubmose		12. *Hypnum Schreberi* WILLD. . . .	x	—
		13. *Ceratodon purpureus* L.	x	—
		14. *Polytrichum formosum* HEDW. . .	x	x
		15. *Dicranum scoparium* HEDW. . .	x	—

Die Verschiedenartigkeit der Floren des Nesthügels und der umgebenden Wiese geht aus dieser Zusammenstellung deutlich hervor. Der Nesthügel hat eine viel artenreichere Pflanzendecke als die Wiese, die mit nur 6 Arten gegenüber jenem mit 11 Arten weit zurücksteht, und nur 2 Arten, nämlich *Nardus stricta* und *Polytrichum formosum* mit ihm gemeinsam hat. Auffallend ist das Vorherrschen der dicotylen Angiospermen und der Moose auf dem Nesthügel, während auf der Wiese Gräser und Binsen durchaus überwiegen. Der Grund hierfür dürfte vor allem in dem ständigen Höherbauen des Nesthügels durch die Bautätigkeit der Ameisen während der Vegetationszeit zu erblicken sein, wodurch die Stabilisierung der Flora, wie sie auf der Wiese als dem Endstadium einer Sukzessionsreihe längst erreicht ist, infolge der Übererdung immer wieder verhindert wird. Die verschiedenartige Zusammensetzung wäre demnach eine rein passive Folge der verschiedenen Standortsbedingungen auf den beiden benachbarten Standorten, dem Nesthügel und der umgebenden Wiese. Ob die Ameisen auch aktiv, etwa durch Eliminieren bestimmter Arten auf den Bewuchs des Nesthügels Einfluß nehmen, ist zwar unwahrscheinlich, darf aber meines Erachtens bei der Erörterung der Ursachen desselben nicht unberücksichtigt bleiben. Zweckmäßig erscheint jedenfalls die reiche Vegetation des Nesthügels schon deshalb, weil die Vielzahl der Pflanzenarten zweifellos auch eine reiche Wurzellausfauna bedingt, die aber wiederum die Grundlage der Ernährung des Ameisenvolkes ist. Die vorliegende, zunächst noch isolierte Beobachtung besagt zwar nicht viel, doch erscheint das angedeutete Problem wohl der Untersuchung wert und, wie die Gegenüberstellung der Pflanzenarten zeigt, auch durchaus erfolgversprechend.

Der Nesthügel war von den darauf stockenden Pflanzen bis zu seiner Basis und noch darüber hinaus durchwurzelt, wiederum fraglos eine Folge seiner besonderen Pflanzenbedeckung. Sein Inneres war von den Gängen und Kammern des Nestes durchsetzt, das sich auch noch über den Umkreis der Hügelbasis hinaus in das benachbarte Wiesengelände erstreckte, jedoch nur in der oberen durchwurzelten Bodenschicht, also bis etwa 10 cm Tiefe. Diese Beschränkung der gesamten Nestanlage auf den durchwurzelten Bodenanteil steht mit der Wurzellauszucht in offensichtlichem Zusammenhang, die nur im durchwurzelten Boden möglich ist.

Ich habe eine größere Zahl von Wurzelläusen aus winterlichen *flavus*-Nestern untersuchen lassen und möchte die Ergebnisse gleich hier mitteilen. Die betreffenden Aphiden stammen nicht aus dem Mündener Nest, von dem hier die Rede war, sondern aus zwei Nestern aus Oberbayern. Das erste wurde am 28. 1. 28 in der Umgebung von Eglharting untersucht. Die hier gefundenen Wurzelläuse verteilen sich auf 3 Arten, nämlich *Geoica squamosa* Hart. (1 Muttertier), *Tetraneura ulmi* L. (sämtliche Entwicklungsstadien ungeflügelter Winterläuse, insgesamt 32 Stück) und *Forda formicaria* Heyden (2 Tiere des 2. und 4. Stadiums). Das andere Nest wurde am 2. 3. 28 bei Geisenfeld geöffnet. Es fanden sich hier gleichfalls Vertreter von *Tetraneura ulmi* L. und *Forda formicaria* Heyden. Dr. C. Börner, Naumburg a. d. S., der sämtliche Arten bestimmt hat, teilte mir hierzu mit, daß die Virginogenien

von *T. ulmi*, deren Fundatrix die bekannten glatten Blasengallen auf Ulmenblättern erzeugt, an den verschiedensten Gräsern mit und ohne Ameisen leben und hier auch überwintern können. Rückflug zur Ulme wird im allgemeinen nur von einem Teil der Individuen im Hochsommer ausgeführt. Von *G. squamosa* sind Fundatrices ebensowenig wie von *F. formicaria* bekannt. Wahrscheinlich sind beide Arten rein virginogen (ohne Sexualgeneration). DONISTHORPE (1927, S. 261) gibt nicht weniger als 22 Aphidenarten aus den Nestern von *L. flavus* an.

Die überwinternde Kolonie befand sich in Kältestarre in den tieferen Abschnitten des Nestes, in zahlreichen Kammern eng zusammengedrängt. Ein Teil der Kolonie, der nur aus Arbeitern bestand, fand sich im Zentrum des Nesthügels und bewohnte teilweise noch Kammern, die in der oberen, gefrorenen Bodenschicht lagen. Die von dem überwinternden Ameisenvolk eingenommenen Zone erstreckte sich aber unterhalb des gefrorenen Bodens noch weit über die Hügelperipherie hinaus. Hier fanden sich auch zahlreiche Larven verschiedener Größe, vorwiegend jedoch jüngere Stadien, die der Größe nach gesondert in einzelnen Kammern untergebracht waren. Die Königin befand sich in einer besonderen Kammer ohne Brut, nur von dicken Klumpen von Arbeitern umgeben. In den Wurzellausställen waren, wie bei den übrigen wurzellauszüchtenden Arten, jeweils einige Ameisen vorhanden.

Wenn ich zu diesem Befund die Ergebnisse meiner Beobachtungen an anderen überwinternden *flavus*-Kolonien, denen die Ausgrabungen zahlreicher Nester in West- und Süddeutschland zugrunde liegen, hinzunehme, so ergibt sich ein allgemeines Bild von der Überwinterung dieser Art. Zunächst ist eindeutig festzustellen, daß keine besonderen Neststrukturen, etwa die Anlage von Winternestern oder Überwinterungskammern, wie sie bei *L. fuliginosus* vorkommen, von *L. flavus* ausgeführt werden. Die Kolonie konzentriert sich einfach in den tieferen Nestpartien in einem engen Bereich, wobei bei allen größeren Kolonien eine einzelne Nestkammer zur Aufnahme des überwinternden Volkes nicht ausreicht, sondern mehrere benachbarte Kammern als Winterquartier bezogen werden. Die Lage derselben ist nicht streng geregelt, sondern scheint mehr oder weniger vom Zufall bestimmt zu werden. In der Regel liegt das Winterquartier in der Basis des Nesthügels (Abb. 6), kann aber auch, wie in dem beschriebenen Fall, noch in die umgebende Zone, so weit das Nest in diese hineinreicht, übergreifen. Häufig bleibt die überwinternde Kolonie nicht vom Frost verschont. Besonders in strengen Wintern gefriert der Boden gelegentlich bis in den Bereich des Winterquartiers. Ich habe in dem strengen Winter 1928/29 wiederholt Nester geöffnet, in denen die in Kältestarre liegenden Ameisen sich in Kammern befanden, deren Wände steinhart gefroren und mit einer Schicht feiner Eiskristalle überzogen waren, ohne daß dadurch die Kolonie im geringsten geschädigt schien. Bei vorsichtigem Erwärmen wurden die Insassen dieser Kammern sämtlich wieder lebhaft und zeigten keine Spur irgendwelcher Schädigungen.

Bezüglich der Überwinterung der Brut liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *L. niger*. Auch *L. flavus* überwintert teils mit, teils ohne Brut. In dem geschilderten Fall waren, wie bereits erwähnt, zahlreiche Larven verschiedener Stadien vorhanden, die nach der Größe streng gesondert in verschiedenen Nestkammern untergebracht waren. Die Anordnung der Larven war also genau so, wie sie auch während der sommerlichen Aktivitätsperiode der Kolonie zu sein pflegt; der Winter schien lediglich eine Unterbrechung der letzteren zu sein. Allerdings, Eier und Puppen fehlten auch hier, und winzige Junglarven waren weitaus in der Überzahl,

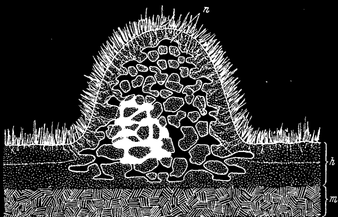


Abb. 6. Nesthügel von *Lasius flavus* FABR. Die überwinternde Kolonie in der Basis des Hügels (Eglharting, 29. 1. 28).
h humöser Boden, *m* mineralischer Boden, *n* Nestkammern.

also solche, die offenbar einer vorwinterlichen Eiablage entstammten. In vielen anderen untersuchten Nestern waren die Verhältnisse ähnlich. Verschiedentlich fand ich jedoch auch überwinternde *flavus*-Kolonien ohne Brut, wenn auch in geringerer Zahl als jene, die mit Larven überwinterten. Meine anfängliche Vermutung, daß die Unterschiede vielleicht regional bedingt seien, erwies sich jedoch als falsch. Ich fand in Geisenfeld (Oberbayern) in 2 aufeinander folgenden Wintern 1928 und 1929 in unmittelbarer Nachbarschaft sowohl Kolonien mit als auch ohne Brut.

SMITH (1858) weist darauf hin, daß die überwinternden Larven von *L. flavus* besonders dicht behaart sind, eine Beobachtung, die ich bestätigen kann. DONISTHORPE (1927, S. 259) glaubt, daß es sich hier um Junglarven handelt, die aus Eiern geschlüpft sind, welche im Herbst abgelegt wurden, und daß diese, wie alle jungen Ameisenlarven, dichter behaart seien als ältere. Abgesehen davon, daß letzteres in dieser Verallgemeinerung nicht zutrifft, halte ich eine andere Deutung für wahrscheinlicher. Die Winterlarven sind, besonders gegen Ende der Überwinterung nicht so gut genährt und daher nicht so prall ausgefüllt

wie Sommerlarven; infolgedessen erscheinen sie stärker behaart als diese. Der mit dem Beginn der Vegetationszeit einsetzende Nahrungszustrom gibt ihnen dann bald ihre alte Rundung wieder und läßt das Haarkleid dann wieder schütterer erscheinen als im Winter. Trifft diese Vermutung zu, dann müßten allerdings die Larven aller Altersstadien und aller Arten im Winter dichter behaart aussehen als im Sommer, was in vollem Umfang allerdings noch nachzuweisen wäre.

Die Überwinterung von *L. flavus*, teils mit, teils ohne Brut legt wieder den Gedanken an einen Zusammenhang mit den Verhältnissen bei der Koloniegründung nahe. Tatsächlich gründen die Weibchen dieser Ameise ihre Kolonien teils nach Gruppe 2 (Eiablage im Jahre des Hochzeitsfluges, Erscheinen des ersten Arbeiters im nächsten Jahre), teils nach Gruppe 3 (Eiablage und Erscheinen des ersten Arbeiters im Jahre nach dem Hochzeitsflug) der von mir aufgestellten Formen der unabhängigen Koloniegründung (Eidmann, 1926; S. 781). Ich habe selbst die Koloniegründung von *L. flavus* im Koloniegründungsversuch genau verfolgt, und das, was man bisher über diesen Vorgang wußte, zusammengestellt (Eidmann, 1931). Daraus geht hervor, daß beide Arten der Koloniegründung bei *flavus* nebeneinander vorkommen. In der genannten Arbeit habe ich auch eine Beobachtung mitgeteilt, nach der ein flügelloses *flavus*-Weibchen nach der Überwinterung am 17. 3. 29 bei Tegernsee (Oberbayern) frei herumlaufend gefangen wurde. Ich deutete diese Beobachtung so, daß das Weibchen sich erst nach der Überwinterung einen Platz zur Koloniegründung suchte, um dort zur Eiablage und zur Heranzucht der ersten Arbeiter zu schreiten. Dieses Verhalten, welches nur den Arten der Gruppe 3 möglich ist, konnte ich auch noch für *Lasius niger* und *Formica fusca* nachweisen. Man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß die *flavus*-Kolonien, die ohne Brut überwintern, so wie ich es auch für *L. niger* vermute, von solchen Weibchen wie diesem, also ganz allgemein von Weibchen der Gruppe 3 abstammen, die mit Brut überwinternden Kolonien dagegen eine Königin der Gruppe 2 ihr Eigen nennen.

Die Ameisen sind nicht die einzigen Tiere, die in ihrem Nest überwintern. Neben ihnen als den rechtmäßigen Eigentümern finden sich noch zahllose andere Tiere, überwiegend Arthropoden ein, die in den leeren Nestkammern willkommene Winterquartiere finden und im Frühjahr wieder auswandern. Man kann sie als „Wintergäste" bezeichnen und damit zum Ausdruck bringen, daß es sich um temporäre Nestbewohner, um Einmieter handelt, die keinerlei Beziehungen zur Gesellschaft der Ameisen haben und daher nicht etwa als Myrmekophilen, auch nicht im weitesten Sinne zu bewerten sind. Ich habe diese Wintergäste bei verschiedenen Arten, darunter auch *L. flavus*, genauer untersucht und dabei manche interessante Feststellungen machen können. Es würde jedoch zu weit führen, die Ergebnisse hier in aller Ausführlichkeit mitzuteilen; ich behalte mir ihre Darstellung für eine spätere Veröffentlichung vor,

zumal hier die Probleme voranstehen, die mit der Frage der Überwinterung der Ameisen als sozialer Gemeinschaft in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Ich erwähne nur, daß in dem oben genauer geschilderten *flavus*-Nest als Wintergäste vor allem folgende Arthropodengruppen gefunden wurden: Land-Isopoden, Spinnen, Milben, Myriapoden, Collembolen, Schaben, Thysanopteren, Käfer und Käferlarven und Schmetterlingsraupen. Daß natürlich auch solche Tiere, die vorwiegend oder gesetzmäßig in der Gesellschaft der Ameisen leben, also echte Myrmekophilen im Nest, ja sogar mitten in der überwinternden Kolonie den Winter überdauern, ist einleuchtend. So fand ich im zeitigen Frühjahr in einer großen *flavus*-Kolonie bei Hann. Münden nicht weniger als 4 Exemplare des symphilen Käfers *Claviger testaceus* Preyssl. eines typischen echten Gastes von *L. flavus*, der zweifellos in der Kolonie überwintert hatte.

Aber nicht allein solitäre Einmieter fanden sich in den *flavus*-Nestern, ich fand vielmehr auffallend häufig auch andere Ameisen, die im Nestbereich dieser Art ihre eigenen Nester errichtet hatten oder sogar einen Teil des Nestareals der *flavus*-Kolonie bewohnten. In dem geschilderten großen Nest von Hann. Münden waren nicht weniger als zwei andere Ameisenarten vorhanden, von denen die eine, *Myrmica scabrinodis* Nyl. Mitbewohnerin des Nesthügels selbst war, an dessen Peripherie sie sich unmittelbar unter der Oberfläche mit einer verhältnismäßig kleinen Kolonie wohnlich eingerichtet hatte. Die andere, *Myrmecina graminicola* Latr., hatte ein eigenes kleines Nest unmittelbar anschließend an die äußersten Ausläufer des *flavus*-Nestes in dem umgebenden Wiesengelände errichtet (Abb. 5). Schließlich fand ich auch noch in einem Riesenhügelnest bei Eglharting am 26. 10. 28 eine Kolonie von *Formica fusca* L., die etwa ein Drittel des *flavus*-Nesthügels bewohnte.

Es handelt sich hier um „zusammengesetzte Nester" im Sinne von Wasmann (1915), nicht etwa um „Parabiosen" (Forel, 1901) oder gar um „gemischte Kolonien", denn stets waren die Nestbereiche der verschiedenen Arten völlig getrennt und gegeneinander abgeschlossen; kein Exemplar der einen Art fand sich im Nestbereich der anderen. Trotzdem ist die enge Nachbarschaft in all diesen Fällen mit Ausnahme vielleicht von *M. graminicola* keine rein zufällige. Ich nehme vielmehr an, daß bei allen 3 Arten, die sämtlich ihre Kolonien unabhängig gründen, die Koloniegründung in dem *flavus*-Nest erfolgt ist. Wahrscheinlich diente eine leere Nestkammer dem zur Koloniegründung schreitenden Weibchen als „Kessel", und die heranwachsende junge Kolonie eroberte sich dann einen mehr oder minder großen Bereich des Nesteigentümers als eigene Wohnung. In Anbetracht der durch die hypogäische Lebensweise von *L. flavus* bedingten wenig aggressiven Haltung dieser Art stellen sich einem solchen Vorgehen der fremden Einmieter kaum ernstliche Hindernisse in den Weg. Für die beiden, den Nesthügel der *flavus* bewohnenden Arten

M. scabrinodis und *F. fusca* ist diese Annahme durchaus wahrscheinlich. Für *M. graminicola* mag sie gleichfalls zutreffen, doch ist dies, wie erwähnt, nicht sicher. Hier könnte das enge Nebeneinanderwohnen der beiden Arten auch ein rein zufälliges sein. Nach der WASMANNschen Einteilung handelt es sich also hier, zum mindesten für die beiden erstgenannten Arten, um „minder zufällige Formen zusammengesetzter Nester".

5. *Formica (Serviformica) fusca* L.

Die grauschwarze Sklavenameise *F. fusca* ist bei uns in Mitteleuropa verhältnismäßig euryök und daher ziemlich häufig und weit verbreitet. Ihre Nester sind Erdnester mit weiten Gängen und Kammern, meist unter Steinen, Holzstücken oder dgl., oft auch in verrottetem Holz, in Baumstümpfen, unter Rinde usw. Ich erwähnte oben bereits eine Kolonie, die ihr Nest in einem Nesthügel von *L. flavus* errichtet hatte. Die Kolonien sind meist nicht sehr individuenreich und häufig polygyn.

Ich konnte zahlreiche Nester im Winter untersuchen; die Befunde waren durchaus eindeutig: *F. fusca überwintert ohne Brut und ohne geflügelte Geschlechtstiere.* Die Kolonie zieht sich in die Tiefe des Nestes zurück und konzentriert sich je nach der Individuenzahl in einer oder mehreren Nestkammern, wo sie die kalte Jahreszeit in Kältestarre überdauert. Die Königinnen befinden sich mitten unter den dicht zusammengedrängten Arbeiterinnen.

So fand ich am 4. 12. 28 bei Großhesselohe bei München ein Erdnest unter einem Stein, tief unter einer dicken Schneedecke. Beim Nachgraben wurde in 30—40 cm Tiefe die Kolonie freigelegt, die in der geschilderten Weise im Starrezustand auf mehrere benachbarte Nestkammern verteilt war. Sie enthielt weder Brut noch geflügelte Geschlechtstiere, dagegen fanden sich 7 alte flügellose Königinnen in der Überwinterungstraube. Ähnliche Befunde zeigten die anderen winterlichen Nestausgrabungen, auf deren genauere Darstellung ich daher verzichten kann.

Alsbald nach der Überwinterung beginnt die Eiablage. Am 1. 4. 29, nach dem bekannt strengen Winter dieses Jahres, fand ich in Berchtesgaden (Rostwald, bei etwa 600 m NN) eine Kolonie mit mehreren, offenbar erst kürzlich abgelegten Eipaketen. Auch DONISTHORPE (1927, S. 356) teilt mit, daß *F. fusca* im April mit der Eiablage beginnt, und daß Arbeiterpuppen in den Nestern bis zum Beginn des Winters auftreten.

In mehreren Nestern fand ich Abfallkammern, in denen leere Kokons aufgestapelt waren. In einem Nest, das ich am 26. 10. 28 in Eglharting (Oberbayern) öffnete, waren einige Kammern mit leeren Kokons so fest ausgestopft, daß diese wie verfilzt waren und nur schwer getrennt werden konnten, ihre ursprüngliche weiße Farbe aber noch unverändert beibehalten hatten. Dieser Befund widerspricht den Angaben DONISTHORPES (1927, S. 356), nach denen die Arbeiter die leeren Kokons heraustragen und in der Umgebung zerstreuen sollen. Dieses Verhalten, das für *F. rufa*

wohl allgemein zutrifft, ist demnach für *F. fusca* entweder nur eine Ausnahme oder doch nicht allgemein gültige Regel. Zweimal fand ich in winterlichen *fusca*-Nestern in alten Baumstümpfen zahlreiche *Microdon*-Larven. *F. fusca* ist als Wirt unserer *Microdon*-Arten allgemein bekannt, doch scheinen reine Erdnester von diesen Syrphiden gemieden zu werden; ich habe niemals die Larven derselben in solchen finden können.

Wesentlich ist für die Frage der Überwinterung, daß *F. fusca*, wie alle Funde eindeutig zeigten, ohne Brut und geflügelte Geschlechtstiere überwintert. Dieses Verhalten entspricht auch hier wieder durchaus der Koloniegründung, die ich selbst in ihrem zeitlichen Verlauf im Koloniegründungsexperiment genau verfolgt habe (Eidmann, 1929). Danach überwintert das junge Weibchen nach dem im August stattfindenden Hochzeitsflug in einem Versteck und beginnt erst im nächsten Frühjahr mit der Eiablage, die in verhältnismäßig kurzer Zeit zur Aufzucht der ersten Arbeiter führt. Befunde im Freiland bestätigen dies; ich habe selbst am 8. 12. 28 bei München unter einem Stein ein flügelloses *fusca*-Weibchen ohne Brut, das demnach allein überwinterte, aufgefunden.

6. *Formica rufa* L.

F. rufa ist unsere allbekannte hügelbauende rote Waldameise, die in Mitteleuropa in verschiedenen Formen vorkommt. Die Rassenfrage bei *F. rufa*, die in der systematischen Literatur ziemlich verfahren war und daher zu mancherlei unliebsamen Verwechslungen Anlaß gegeben hatte, wurde in neuerer Zeit von Gösswald (1941) einer Revision unterzogen. Da sich mit den systematischen Unterschieden der einzelnen Formen dieser auch wirtschaftlich so bedeutungsvollen Art ganz erhebliche ökologische Verschiedenheiten verbinden , ist der Gösswaldsche Versuch, hier Klarheit zu schaffen, besonders zu begrüßen. Da es für die Frage der Überwinterung wesentlich ist, um welche Form es sich bei meinen Untersuchungen jeweils gehandelt hat, gebe ich zunächst einen kurzen Überblick über die verschiedenen in Frage kommenden Rassen unter besonderer Berücksichtigung der ökologischen Verhältnisse. Ich folge dabei Gösswald, bei dem weitere Einzelheiten, insbesondere auch solche systematischer Natur, nachzulesen sind.

Formica (Formica) rufa L. ist der Typus der Gattung *Formica* und gehört zur gleichnamigen Untergattung dieses Genus. Für unser Faunengebiet kommen 3 Unterarten in Frage, die ssp. *rufa* L., die ssp. *rufo-pratensis* For. und die ssp. *pratensis* Retz., letztere bekannt unter dem Namen der Wiesenameise. Die Wiesenameise liebt offenes Gelände, dringt allerdings auch gelegentlich in lichten Waldbestand vor, wurde aber von mir nicht untersucht und kann daher hier unberücksichtigt bleiben. Die ssp. *rufa*, die Nominativform, ist eine ausgesprochene Waldameise; sie bevorzugt Nadelwald, dringt auch in die dichtesten Bestände vor und ist gegen feuchte Standorte am wenigsten empfindlich. Die Kolonien sind monodom, d. h. sie bewohnen jeweils ein einzelnes Nest, das durch

seine steile Kegelform auffällt (Abb. 7) und monogyn; jede Kolonie hat also nur eine einzige Königin, die jedoch bis zu 300 Eier am Tage ablegt.

Die ssp. *rufo-pratensis* läßt sich nach Gösswald in 2 Formen aufspalten, eine *forma minor* und *major*. Erstere unterscheidet sich vor allem ökologisch von der typischen *rufa*. Sie findet sich in Nadelwäldern und bevorzugt die lichtesten und trockensten, also am besten durchwärmten Bestände. Ihre Nester sind flach, die Kuppel ist oft von einem breiten

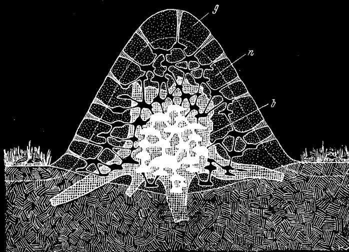


Abb. 7. Nesthügel der roten Waldameise *Formica rufa rufa* L. im Winter (Eglharting, 28. 1. 28).
Die Nesteingänge sind verschlossen, die überwinternde Kolonie befindet sich in dem Wurzelstock im Zentrum des Nestes. *b* Wurzelstock im Nestzentrum, *g* gefrorene Oberflächenschicht des Nesthügels, *n* nicht gefrorener Kern des Nesthügels.

Sandglacis umgeben (Abb. 8) und polydom, d. h. in der Regel in viele, oft Dutzende von Einzelnestern aufgespalten, so daß Ameisensiedlungen entstehen. Die Kolonien sind polygyn und enthalten sehr viele, oft mehrere tausend Königinnen, die jedoch am Tage nur je 10 Eier durchschnittlich ablegen. Die *Forma major* nimmt morphologisch wie ökologisch im wesentlichen eine Mittelstellung zwischen *minor* und *rufa* s. str. ein.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf *F. rufa rufa* und *F. rufa rufo-pratensis minor*, von denen ich Kolonien in den Jahren 1928—1931 im Winter untersucht habe. Später hat auch Gösswald (1940) Beobachtungen an überwinternden Kolonien der roten Waldameise gemacht und in einer kurzen Mitteilung darüber berichtet. Seine Angaben kann ich in weitem Umfang bestätigen und teilweise erweitern.

In sämtlichen von mir ausgegrabenen Nestern wurde der Kern des Nestes von einem Baumstumpf gebildet, um den herum die Nestkuppel

aufgetürmt war, und dessen Wurzeln in das darunterliegende Erdnest hinabreichten. GÖSSWALD hat auf diese Eigentümlichkeit der *rufa*-Nester bereits hingewiesen und betont, daß bei der Wiesenameise *F. rufa pratensis* der Stubben fehlt. Ich habe nur einziges Mal, am 2. 3. 38, bei Geisenfeld (Oberbayern), ein *rufa*-Nest ausgegraben, das keinen Stubben enthielt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich hier um *F. rufa pratensis* gehandelt hat, wenn auch das Nest in verhältnismäßig dichtem Waldbestand errichtet war.

Die Überwinterungsverhältnisse sind bei *rufa* und *rufo-pratensis* grundsätzlich die gleichen. Besondere Neststrukturen, die der Überwinterung dienen, sind nicht vorhanden; die Kolonien überwintern in den in der Tiefe des Nestzentrums gelegenen Nestkammern ohne Brut und ohne geflügelte Geschlechtstiere. Die Königinnen befinden sich mitten in dem Klumpen der überwinternden Arbeiter. Man kann infolgedessen beobachten, daß im Herbst bereits keine junge Brut mehr in den Waldameisenkolonien vorhanden ist, und daß die letzten Puppen noch vor dem Eintritt des Winters ausschlüpfen. So fand WELLENSTEIN am 1. 10. 28 bei Daun in der Eifel in einem Nest von *rufo-pratensis* nur noch 2 Puppen auf 1000 Arbeiter, von denen anzunehmen ist, daß sie noch vor dem Winter geschlüpft wären; andere Brut war nicht mehr vorhanden.

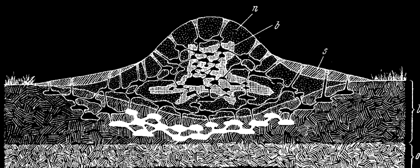


Abb. 8. Nesthügel der roten Waldameise *Formica rufa* ssp. *rufopratensis* FOR., kleine Form (Babenhausen, 3. 1. 26).
b (doppelt schraffiert) Wurzelstock im Zentrum des Nestes, *l* leichter Sandboden, obere Bodenschicht, *n* (punktiert) Nesthügel, *o* schwerer, lehmiger Sand, untere Bodenschicht, *s* Sandperipherie des Hügelnestes.

Als Überwinterungskammern dienen in der Regel die tiefstgelegenen Nestkammern. Bei *rufa* (Abb. 7), wo das Nest meist wenig oder gar nicht in den mineralischen Boden hinabreicht, fand ich die überwinternde Kolonie in dem den Kern des Nesthügels bildenden Baumstumpf. Bei *rufo-pratensis* (Abb. 8) fand sich dieselbe unter dem letzteren in den untersten Kammern des Erdnestes im mineralischen Boden. Daß die Ameisen dabei entsprechend der Tiefe des Erdnestes unter Umständen sehr weit in den Boden hinabgehen können, zeigt eine Notiz von WOLTER

(1930), der bei Wegebauarbeiten bei Waitze (Grenzmark) in einer Tiefe von 1,95 m auf eine überwinternde Waldameisenkolonie stieß. Allerdings hatte in diesem Falle eine vermoderte Kiefernwurzel einen Hohlraum geschaffen, der den Weg in die Tiefe gebahnt hatte.

Vor der Überwinterung dichten die Ameisen die Nestausgänge mit Nestmaterial ab, so daß der Nesthügel im Winter keinerlei Öffnungen mehr zeigt. Die Zeit dieses Nestverschlusses hängt von der jeweiligen Witterung ab. Im allgemeinen wird diese Arbeit von den letzten noch aktiv tätigen Arbeiterinnen ausgeführt. So fand ich am 1. 11. 28 in der Nähe von München einen Nesthügel von *rufo-pratensis*, dessen Insassen sich bereits in die Tiefe des Nestes zur Überwinterung zurückgezogen hatten, während einige letzte Nachzügler noch auf der Nestoberfläche herumliefen und offenbar diese letzten Vorbereitungsarbeiten für die Überwinterung vollendeten, um sich dann selbst der Überwinterungstraube zuzugesellen.

In den winterlichen Nestern der roten Waldameise fand ich nahezu regelmäßig die Larven von *Cetonia floricola* Hbst., die als Mitbewohner der großen Hügelnester dieser Ameise, in denen sie als Moderfresser ihre Entwicklung durchmachen, allbekannt sind (s. Eidmann, 1925). Ich fand dieselben meist in den oberflächlichen Nestschichten unterhalb der gefrorenen Zone. So habe ich unter anderem in einem großen Nest von *rufo-pratensis* bei Babenhausen (Hessen) am 3. 1. 26, das vollständig ausgegraben wurde, in den obersten Schichten der Nestkuppel nicht weniger als 307 Larven dieses Käfers gefunden, die in 4 Größenabstufungen von 14, 18, 23 und 30 mm Länge vorhanden waren. Außerdem fanden sich noch 5 Kokons, die eine Larve und 4 Puppen enthielten. Die 4 Larvengrößen deuten auf eine 4jährige Generationsdauer hin, die auch von Wasmann (1887) angenommen wird. Das Vorhandensein dieser großen und fetten Larven zieht auch verschiedene Feinde derselben an, und zwar sind es vor allem der Grünspecht, der Fuchs und gelegentlich auch das Schwarzwild, welche im Winter die Nesthügel der roten Waldameise heimsuchen und manchmal recht weitgehend durchwühlen und zerstören. Die Erdspechte vor allem schlagen tiefe Löcher in die Nesthügel, in denen sie manchmal völlig verschwinden, der Fuchs gräbt sie auf, und das Schwarzwild bricht sie um. Sie alle suchen offenbar nicht nur nach den Ameisen, sondern vor allem auch nach den *Cetonia*-Larven, als einer im Winter besonders begehrten und auch nicht allzu schwer zu erlangenden Nahrung.

Die Ameisen erwachen im zeitigen Frühjahr aus der Winterruhe, aus ihrer Erstarrung geweckt durch die ansteigende Temperatur. Dementsprechend ist der Zeitpunkt des Erwachens von der jeweiligen Witterung, der Lage des Nestes, der Exposition usw. abhängig. Die erste Arbeit besteht im Öffnen der Nestausgänge. Sie wird von den zuerst wieder tätigen Arbeiterinnen bewerkstelligt, bereits zu einer Zeit, wo das Gros der Kolonie noch in der Tiefe des Nestes im Winterschlaf liegt. So

habe ich am 21. 3. 29 bei Geisenfeld (Oberbayern) ein Nest von *rufo-pratensis* untersucht, dessen Eingänge bereits geöffnet waren, und an dessen Oberfläche schon lebhafte Tätigkeit herrschte, in dessen Tiefe aber die Kolonie noch in winterlicher Kältestarre festlag. Die Temperatur in der überwinternden Kolonie, die 30—40 cm tief unter der Oberfläche lag, betrug + 2,5°, während gleichzeitig an der besonnten Nestoberfläche + 23,5° gemessen wurden. Der Grund für dieses vorzeitige Erwachen einzelner Arbeiter mag der sein, daß die Außenwärme eben doch nur langsam in den Boden eindringt und die am höchsten liegenden Mitglieder der Kolonie zuerst erreicht und aus ihrem Starrezustand erwachen läßt. Es ist aber auch durchaus möglich, ja wahrscheinlich, daß individuelle Unterschiede in der Lage der unteren Aktivitätsgrenze vorhanden sind.

Dieser Vorsprung beträgt aber in der Regel nur wenige Tage; bald ist die ganze Kolonie erwacht und beginnt, sich auf der Nestoberfläche zu sonnen. Man sieht dann die Ameisen samt ihren Königinnen in dichten Klumpen in der Umgebung der Nestöffnungen auf den besonnten Teilen der Nestkuppel sitzen. Die Sonnungsperiode dauert nur wenige Tage, dann beginnen die vielfältigen sozialen Arbeiten, die in der sommerlichen Aktivitätsperiode der Kolonie ausgeführt werden.

Einige Beobachtungen während der Frühjahrs-Sonnungsperiode der Waldameisen habe ich am 27. 3. 31 im Forstamt Bramwald bei Hann. Münden gemacht. Ein spitzkegelförmiges Nest von *rufa* s. str. (Höhe der Nestkuppel 90 cm; Durchmesser an der Basis 230 cm) zeigte auf der Sonnenseite des Nesthügels etwa 50 Nestöffnungen, die von den Ameisen dicht umlagert waren. 5 dieser Öffnungen fielen mit etwa 5 cm Durchmesser durch ihre außergewöhnliche Größe auf. Die Lufttemperatur betrug um 11.40 Uhr 7,3°. Eine Fichte, die etwa 1 m vom Nest entfernt stand, war bereits, allerdings ganz schwach, und nur an der besonnten Seite, von den Ameisen begangen.

Am gleichen Tage zeigte ein stark besonntes, am Rande des gleichen Waldbestandes liegendes Nest von *rufo-pratensis* (Höhe der Nestkuppel 50 cm; Durchmesser an der Basis 170 cm) eine Temperatur von 23° an der besonnten Oberfläche, auf der die Ameisen sich in dichten Scharen sonnten. Die Ameisen waren bereits sehr lebhaft und zum Teil mit Bauarbeiten an der Nestkuppel beschäftigt. Auch das umgebende Jagdgebiet der Kolonie zeigte schon ziemlich starken Begang. Die Kolonie befand sich also bereits im Stadium des Übergangs der Sonnungsperiode in die Aktivitätsperiode. Dieses Nest bildete das Zentrum einer größeren Siedlung; außer ihm waren in der nächsten Umgebung noch 6 Zweignester vorhanden, deren größtes in seinen Ausmaßen etwa die Hälfte des Mutternestes erreichte. Von den Zweignestern war nur eins bewohnt, die übrigen zeigten keine Ameisentätigkeit. Durch Nachgraben konnte festgestellt werden, daß dieselben auch im Innern keine Bewohner enthielten. Ich

halte es daher für wahrscheinlich, *daß die Insassen der kleineren Zweignester im Hauptnest überwintern.* Oekland (1934) teilt sogar eine Beobachtung mit, wonach die Insassen eines großen *rufa*-Nestes im Herbst in zwei kleinere, geschützt liegende Winternester übersiedelten, dort überwinterten und im März, gleich nach dem Erwachen wieder das alte Sommernest bezogen.

Die Temperatur in der Masse der sich sonnenden Ameisen ist recht hoch. Am gleichen Tage untersuchte ich ein weiteres Nest von *rufopratensis*, ein niedriges Kuppelnest mit breiter Sandperipherie und großem, darunterliegenden Erdnest. In diesem war in 20 cm Tiefe der Boden noch gefroren. In 60 cm Tiefe unterhalb des gefrorenen Bodens betrug die Temperatur + 2,5°. Im Nestzentrum unter der Kuppel wurden + 5,5° gemessen. Die Lufttemperatur betrug um 13.20 Uhr + 10,5°; mitten in dem besonnten Ameisengewimmel dagegen konnten + 32° festgestellt werden.

Bekanntlich findet der Hochzeitsflug von *F. rufa* außergewöhnlich früh im Jahre statt. Ich habe den Hochzeitsflug von *F. rufa pratensis* in Ensdorf (Oberpfalz) am 15. 5. 26 beobachtet (Eidmann, 1928); in Berchtesgaden beobachtete ich den Hochzeitsflug von *F. rufa* s. str. am 3. 6. 25 (Eidmann, 1926). Von der gleichen Art fand ich einmal sogar bereits am 27. 3. 31 im Forstamt Bramwald bei Hann. Münden zahlreiche Männchen auf der Nestkuppel unter den sich sonnenden Ameisen sitzen. Es scheint jedoch, wie die Beobachtungen von Donisthorpe, Gösswald u. a. zeigen, daß die jungen Geschlechtstiere nicht, wie bei den meisten anderen Ameisen, bei günstiger Witterung auf einmal das Nest verlassen, um zum Hochzeitsflug auszuschwärmen, sondern daß es überhaupt nicht zur Schwarmbildung kommt, sondern die Geschlechtstiere vielmehr einzeln oder zu wenigen gelegentlich das Nest verlassen, und daß sich dies bis in den September hinein fortsetzen kann. Der Hochzeitsflug kann auch ganz unterdrückt werden und die Kopula im Nest stattfinden.

Jedenfalls steht es fest, daß bereits im April und Mai junge Geschlechtstiere in den *rufa*-Nestern vorhanden sind. Da diese nach allen übereinstimmenden Beobachtungen nicht überwintert haben, müssen sie also in der kurzen Zeit von 4—6 Wochen nach dem Erwachen der Kolonie aus dem Winterschlaf herangezogen worden sein. Da die Nahrungsquellen der Kolonie in dieser Zeit aber noch sehr spärlich fließen, sollen nach den Beobachtungen Gösswalds (1940) die von den Arbeiterinnen im Kropf gespeicherten Nahrungsvorräte die Aufzucht der Larven ermöglichen. Die im Winter ausgegrabenen Arbeiterinnen zeigten nämlich ein prall gefülltes Abdomen, das durch die Füllung des Kropfes mit den flüssigen zuckerhaltigen Exkrementen von Rindenläusen, einer der wichtigsten Nahrungsquellen der roten Waldameise in normalen Zeiten, verursacht wird. Diese im Kropf gespeicherten und den Winter über

aufbewahrten Nahrungsreserven sollen die schnelle Aufzucht der Geschlechtstiere im zeitigen Frühjahr ermöglichen. Damit wäre das Phänomen des so frühzeitigen Erscheinens junger Geschlechtstiere in den *rufa*-Kolonien ohne Überwinterung solcher geklärt.

Die Überwinterung der roten Waldameise läßt sich somit dahingehend zusammenfassen, daß die Ameisen ihre Nesteingänge verschließen und in den tiefsten Nestkammern zusammengeballt mit den Königinnen den Winter verbringen. Die Überwinterung erfolgt ohne Brut und geflügelte Geschlechtstiere. Im zeitigen Frühjahr, mit dem Ansteigen der Temperatur erwachen die Ameisen aus dem Winterschlaf, die Nesteingänge werden geöffnet, und es kommt zu einer wenige Tage währenden Sonnungsperiode, während der die Ameisen dicht gedrängt auf der besonnten Seite der Nestkuppel sitzen. Diese Periode geht in die sommerliche Aktivitätsperiode über, als deren erste Betätigung die rasche Heranzucht junger Geschlechtstiere zu nennen ist, die bereits nach 4 Wochen erscheinen und schwarmbereit sind. Die Ernährung dieser ersten Brut erfolgt vorwiegend mit den von den Arbeiterinnen im Kropf gespeicherten und den Winter über aufbewahrten Nahrungsreserven.

7. *Camponotus herculeanus* L.

Die Roßameise *Camponotus herculeanus* L., unsere größte einheimische Ameisenart, kommt in Deutschland in zwei Formen vor, *C. herculeanus herculeanus* L. und *C. herculeanus ligniperda* LATR., die heute meist als besondere Arten aufgefaßt werden. Dazu kommen noch einige wenig wichtige und wohl auch systematisch nicht immer genügend begründete Varietäten bzw. Zwischenformen. *Herculeanus* und *ligniperda* zeigen ökologisch weitgehende Übereinstimmung. Erstere geht jedoch höher im Gebirge hinauf und weiter nach Norden als letztere (STITZ, 1939; S. 242). Meine Beobachtungen beziehen sich fast ausschließlich auf *herculeanus* s. str.

C. herculeanus ist eine Waldameise, die sich hauptsächlich von den Exkrementen von Pflanzenläusen ernährt und wie die meisten Ameisen, die auf diese Nahrungsquelle angewiesen sind, zusätzliche Eiweißnahrung durch räuberische Lebensweise erwirbt. Die Nester sind teils Erdnester unter Steinen, teils minierte Holznester in lebenden oder toten Baumstämmen. Sehr häufig sind kombinierte Erd-Holznester, die in einem Stamm oder Stock miniert sind und sich in das darunter liegende Erdreich hinein fortsetzen. Eine zusammenfassende Darstellung des Nestbaues habe ich in meiner Arbeit über die Biologie der Roßameise (EIDMANN, 1928) gegeben, auf die ich zur Orientierung verweise.

Ich habe in dieser Arbeit auch Angaben über die Überwinterung gemacht, aus denen vor allem hervorgeht, daß die Roßameise mit geflügelten Männchen und Weibchen überwintert, die im nächsten Frühjahr zum Hochzeitsflug ausschwärmen. Die Kolonie bildet eine Über-

winterungstraube, d. h. sie drängt sich in den tiefsten Nestpartien eng zusammen. Regellos gemischt mit den Massen der Arbeiter finden sich die jungen Geschlechtstiere in charakteristischer Stellung ventral eingekrümmt und mit fest an den Körper gelegten Extremitäten. Die Zusammenballung der Kolonie ist so fest, daß es schwer ist, die Tiere aus den Nestkammern unversehrt herauszuziehen. In einer von mir im Ebersberger Forst bei München am 28. 1. 28 geöffneten großen Kolonie, die ein typisches Holznest in einer etwa 30jährigen gesunden Fichte bewohnte, waren sowohl Männchen wie Weibchen vorhanden. Eine wahllos herausgegriffene Menge der überwinternden Kolonie enthielt 43 Weibchen, 205 Männchen und 282 Arbeiter. Der starke Männchenüberschuß, der hierin zum Ausdruck kommt, ist für die meisten Ameisenarten die Regel und erscheint zweckmäßig im Hinblick auf die Sicherung der Begattung bei den Zufälligkeiten des Hochzeitsfluges. Im vorliegenden Fall wurden Männchen und Weibchen in der gleichen Kolonie erzeugt; die Kolonie war organizistisch gesehen hermaphrodit. Dieser Zustand dürfte für die Roßameise die Regel darstellen. Ich habe, wenn überhaupt junge Geschlechtstiere in einem Nest vorhanden waren, stets beide Geschlechter angetroffen.

C. herculeanus ist, wie zu erwarten war, nicht die einzige *Camponotus*-Art, die mit jungen Geschlechtstieren überwintert. Ich habe nachweisen können, daß auch bei der unserer Roßameise systematisch sehr nahe stehenden nordamerikanischen *C. herculeanus* ssp. *pennsylvanicus* var. *whymperi* For. die Überwinterung geflügelter Geschlechtstiere anzunehmen ist (Eidmann, 1933, S. 213), und daß das gleiche für die ostasiatische *C. japonicus* Mayr. und ihre var. *aterrima* Em. zutreffen dürfte (Eidmann, 1941, S. 23). Außerdem hat Pricer schon 1908 für die nordamerikanische *C. herculeanus* ssp. *pennsylvanicus* de G. und *ferrugineus* Fabr. den Nachweis der Überwinterung geflügelter Geschlechtstiere in den Nestern geführt. Er fand junge Geschlechtstiere in Freilandkolonien dieser Ameisen im September, November, Dezember, März und April.

Es ist selbstverständlich, daß die Überwinterung junger Geschlechtstiere nur in solchen Kolonien erfolgen kann, in denen diese erzeugt werden, also in voll entwickelten, geschlechtsreifen Kolonien. Zu der Frage, wann das *Camponotus*-Volk geschlechtsreif wird, hat wiederum Pricer in seiner soeben erwähnten Arbeit interessante Beiträge geliefert, die sich zwar auf *C. pennsylvanicus* beziehen, aber in der engeren Verwandtschaft dieser Art, zu der auch unsere Roßameise gehört, wohl allgemeine Gültigkeit haben. Nach diesem Autor erzeugt die Königin im ersten Jahr der Koloniegründung nur die kleinsten Arbeiter (*C. herculeanus* ist bekanntlich durch fluktuierenden Polymorphismus der Arbeiterkaste ausgezeichnet, d. h. zwischen extrem kleinen und sehr großen Arbeitern kommen alle Übergänge vor). Mit dem Heranwachsen der Kolonie und der Erschließung reicher Nahrungsquellen werden größere Arbeiter

produziert und erst verhältnismäßig spät, wenn die Kolonie auf eine Kopfstärke von mindestens 2000 Arbeitern herangewachsen und älter als 2 Jahre ist, erscheinen die größten Arbeiter. Diese sollen sich nicht an der Nahrungsbeschaffung beteiligen, sondern sie bleiben im Nest und scheinen in hohem Maße die Instinkte der Königin zu besitzen. Dann erst erscheinen auch die jungen Geschlechtstiere, wobei es sehr wahrscheinlich ist, daß ein großer Teil, wenn nicht alle Männchen, aus Eiern hervorgehen, die von Arbeiterinnen abgelegt worden sind. Die Kolonien, welche einmal mit der Erzeugung von Geschlechtstieren begonnen haben, erzeugen solche wahrscheinlich alljährlich wieder. Dieselben erscheinen im Juli und August, um dann zu überwintern und im folgenden Jahr im Juni und Juli zum Hochzeitsflug auszuschwärmen, so daß fast das ganze Jahr über die jungen Geschlechtstiere in den Nestern zu finden sind.

Dieser Zyklus kann auch für unsere Roßameise angenommen werden. Für den Hochzeitsflug kann ich dies bestätigen; ich habe in vielen Jahren Hochzeitsflüge im Juni beobachtet (Eidmann, 1926, S. 786; 1928, S. 246). Ich war in diesem Jahr in Mittenwald (Oberbayern) sogar Zeuge eines Hochzeitsfluges, der bereits Ende Mai (28. 5. 42) stattfand.

Außer mit geflügelten Geschlechtstieren überwintert *C. herculeanus* offenbar auch regelmäßig mit Larven. Dies wurde von mir bereits früher (1928, S. 244) vermutet und später von Gösswald (1932, S. 24) bestätigt. Auch Pricer (1908) teilt bereits mit, daß er in allen untersuchten Kolonien von *C. pennsylvanicus* und *ferrugineus* im Winter Larven gefunden hat. Ich habe selbst gleichfalls zahlreiche *herculeanus*-Nester mit Larven im Winter gefunden, besonders Erstlingsnester im Boden mit noch kleinen Kolonien. In dem großen, schon erwähnten Holznest im Ebersberger Forst, das ich am 28. 1. 28 öffnen ließ, habe ich zwar keine Brut gefunden, doch gelang es in diesem Fall nicht, die ganze Kolonie zu erfassen, und es ist durchaus möglich, daß sich in den tieferen, schwer zugänglichen Nestpartien noch Brut vorgefunden hätte. Es dürfte also nach allen bisher bekannten Funden die Regel sein, daß die Roßameise mit Brut überwintert. Dieses Verhalten stimmt aufs beste mit den Verhältnissen bei der Koloniegründung überein, die nach Gruppe II der unabhängigen Koloniegründungsweise erfolgt, d. h. die junge Königin schreitet noch im Jahre des Hochzeitsfluges zur Eiablage; die aus den Eiern schlüpfenden Larven überwintern jedoch und ergeben erst im nächsten Jahr die ersten Arbeiter (Eidmann, 1926).

Die Befunde an Erstlingsnestern der Roßameise, wie ich einmal die Behausungen der jungen Kolonien in den ersten Jahren nach der Koloniegründung vor der Erlangung der Geschlechtsreife nennen will, sind nicht uninteressant, zumal bisher wenig über das Schicksal der Kolonien in dieser ersten Zeit ihres Bestehens bekannt geworden ist. *Herculeanus* scheint die Koloniegründung vorwiegend im Boden zu vollziehen; die jungen Königinnen graben sich meist unter einem Stein ein

und errichten dort den Kessel, in dem die erste Brut aufgezogen wird. *Ligniperda* bevorzugt dagegen alte Stöcke, wo sie unter der Rinde, in alten *Rhagium*-Puppenwiegen, im anbrüchigen Holz usw. den Kessel anlegt. Ich habe vorwiegend *herculeanus*-Erstlingsnester im Boden untersuchen können.

Am 4. 12. 28 fand ich bei Großhesselohe bei München unter einem flachen Stein auf einem stark geröllhaltigen Südhang ein solches Nest, das nur aus einer einzigen ovalen Kammer bestand, dem möglicherweise etwas erweiterten Kessel der Koloniegründungsperiode. Derselbe enthielt die Königin, 4 Arbeiterinnen der kleinsten Form und 4 kleine Larven. Es handelte sich hier fraglos um eine einjährige Kolonie in der zweiten Überwinterung. Ein weiterer Fund am gleichen Platz, der 3 Wochen früher, am 13. 11. 28, gemacht wurde, zeigte ähnliche, allerdings etwas weiter fortgeschrittene Verhältnisse. Auch in diesem Fall wurde eine etwa 3 cm lange ovale Kammer unter einem Stein freigelegt, in der sich neben der Königin mehrere Arbeiterinnen, darunter auch einige frisch geschlüpfte, noch nicht ausgefärbte Exemplare befanden. Die Arbeiterinnen gehörten der kleinsten Form an, einige allerdings waren etwas größer und konnten schon als kleinere Stücke der Mittelgröße gelten. Außerdem war noch ein kleines Paket winziger Larven vorhanden, das in einer kleinen, von der Hauptkammer ausgehenden Sackgasse lag. Die Nestkammer war mit der Außenwelt durch den Ausgangskanal verbunden, doch war der Nesteingang, der etwa die Größe eines Fünfpfennigstückes hatte, mit Erde verschlossen. Auch hier handelte es sich um eine einjährige Kolonie, die sich zur zweiten Überwinterung vorbereitet hatte. Eine weitere Kolonie, die am 29. 12. 29 (Wellenstein) an der gleichen Fundstelle aufgedeckt wurde, enthielt eine Königin, 2 Arbeiterinnen und ein kleines Paket Larven.

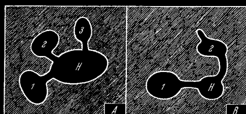


Abb. 9. Erdnester (Erstlingsnester) von *Camponotus herculeanus* L. im 2. Jahr ihres Bestehens. *H* Hauptkammer, 1—3 sekundäre Kammern.

Nach der zweiten Überwinterung wird die Ausgangskammer für die wachsende Kolonie zu klein; die Nestanlage wird durch das Vortreiben von Seitenkanälen, die in Kammern einmünden, erweitert. Diese Seitenkanäle scheinen zunächst sämtlich von der Hauptkammer, wie ich den Kessel, in dem die Kolonie gegründet wurde, einmal nennen will, ihren Ausgang zu nehmen und in diese neuen Nestkammern auszulaufen (Abb. 9). Das eine dieser Nester, dessen Kammersystem auf Abb. 9A dargestellt ist, wurde am 17. 11. 28 bei Großhesselohe ausgegraben. Es enthielt

neben der Königin zahlreiche Arbeiterinnen, darunter einige mittlerer Größe, sowie 2 Pakete ganz kleiner Larven. Die Verteilung in den Nestkammern war folgende: Die Hauptkammer und Kammer 2 waren leer, Kammer 1 enthielt einige Arbeiterinnen und ein Paket mit Larven, der Hauptteil der Kolonie, nämlich die Königin mit mehreren Arbeiterinnen und dem zweiten Larvenpaket befand sich in Kammer 3.

Am 6. 11. 28 hatte ich zusammen mit WELLENSTEIN an dem gleichen Fundort in engster Nachbarschaft 4 Erstlingsnester gefunden, gleichfalls Erdnester in unmittelbarer Nähe eines Nestes von *F. fusca*. Das Kammersystem eines dieser Nester ist auf Abb. 9B dargestellt. Der Bestand der Kolonien war ähnlich wie bei dem soeben erwähnten Nest, doch ist als Besonderheit zu vermerken, daß in einer derselben 2 Königinnen vorhanden waren. Eine dieser Kolonien wurde ausgezählt und vermessen. Es ergaben sich dabei folgende Zahlen:

1 Königin	15 mm Länge	
49 Arbeiterinnen		
davon 16 :	6,5 mm Länge	(darunter 4 noch nicht ausgefärbt)
31 :	7,5 mm Länge	
2 :	8,5 mm Länge	
45 Larven	1—1,5 mm Länge.	

Aus diesen Befunden ist zu entnehmen, daß *herculeanus* in der Regel mit Brut, d. h. mit jungen Larven überwintert. Auch bei der Roßameise habe ich, wie bei allen anderen mit Brut überwinternden Arten, niemals Eier oder Puppen im Winter gefunden. Die überwinternden Larven sind kleine Eilarven, die einer vorwinterlichen Eiablage entstammen. Die Nestanlage wird nach der Koloniegründung erst im 2. Jahre ihres Bestehens weiter ausgebaut, und es ist anzunehmen, daß die Kolonien im folgenden Jahr sehr viel volkreicher werden, da ihnen ja immer mehr Arbeitskräfte zur Verfügung stehen, und daß dann die Nester auch sehr erheblich erweitert werden, so daß größere Erdnester entstehen. Ich halte es für möglich und wahrscheinlich, daß dann auch ein Übergang zu Holznestern erfolgen kann, d. h. daß die Kolonien dann in Holznester, die in der Nähe in lebenden Stämmen oder Stöcken angelegt werden, übersiedeln. Ich habe nämlich nie große, geschlechtsreife Kolonien in reinen Erdnestern gefunden. Vor dem Eintritt der kalten Jahreszeit werden die Nesteingänge, genau wie bei den *Formica*-Arten, verschlossen.

3. Beobachtungen in künstlichen Nestern.

Neben den Freilandstudien und als Ergänzung zu diesen wurden Beobachtungen von Ameisenkolonien in künstlichen Nestern durchgeführt. Manche Lücke in der Beobachtung konnte auf diese Weise geschlossen, manche Frage überhaupt nur auf diesem Wege beantwortet werden. Als Beobachtungsobjekt diente dabei vor allem die Roßameise *Camponotus herculeanus* L., von der mehrere kleine, noch nicht geschlechtsreife

Kolonien in der Nähe von München im Stadium der Überwinterung bzw. der Vorbereitung dazu aufgefunden und in die künstlichen Nester übergesetzt wurden. Die Verwendung junger Kolonien hatte den Vorteil, daß jeweils das ganze Ameisenvolk in das Kunstnest übergeführt werden konnte, ohne seine natürliche Zusammensetzung zu verändern, und daß es sich leicht überblicken ließ. Die Erbeutung im Überwinterungsstadium bot die Gewähr, daß die Kolonien in ihrer Gesamtheit erfaßbar waren und keine Gefahr bestand, daß zufällig außerhalb des Nestes befindliche Tiere verloren gingen. Bei den Laboratoriumsarbeiten hat mir WELLENSTEIN vielfältige und wertvolle Hilfe geleistet, was ich auch hier dankbar anerkenne.

a) Methodik. Zur Unterbringung der zu beobachtenden Kolonien verwendete ich vorwiegend zweikammerige horizontale Gipsnester, wie ich sie bereits bei meinen Untersuchungen über die Koloniegründung der Ameisen verwendet hatte (EIDMANN, 1928, S. 42). Dieselben bestanden aus einer Haupt- und Vorkammer, letztere war mit einem Futterröhrchen oder einer Arena verbunden, in welche die Ameisen freien Auslauf hatten, und die für sie die Außenwelt darstellte. Ein Wassertrog im Gipsblock des Nestes diente zur Durchfeuchtung. Die Arena war eine flache Blechwanne, deren Bodenbelag aus Gips mit eingestreutem Quarzsand bestand. Eine abnehmbare Glasplatte bedeckte das Ganze. Gelegentlich wurde auch eine rings um den Rand der Arena laufende Ölrinne verwendet, die ein Entweichen der Ameisen verhinderte, so daß sich der Glasabschluß erübrigte. Während das Nest durch ein aufgelegtes mit schwarzem Tuch beklebtes Brettchen verdunkelt und nur zur Beobachtung geöffnet wurde, blieb die Arena ständig unverdunkelt. Zur Fütterung wurde angefeuchteter Zucker auf einer kleinen Glasplatte in der Arena ausgelegt. Nachts wurde nicht gefüttert. Die Anordnung des Beobachtungsnestes und der Arena ist auf Abb. 10 ersichtlich.

Für die Beobachtungen erwies es sich in den meisten Fällen als notwendig, die Individuen der betreffenden Kolonie unterscheiden und im Gewimmel ihrer Nestgenossen genau erkennen zu können. Um dies zu erreichen, wurden die Ameisen durch die Methode der Farbmarkierung kenntlich gemacht, wie sie v. FRISCH (1923) bei seinen Beobachtungen an Bienen entwickelt und erfolgreich angewendet hat. Die Roßameise war hierfür wegen ihrer Größe besonders gut geeignet. Zwar bot die geringe Breite des Thorax der flügellosen Arbeiterinnen gewisse Schwierigkeiten, die jedoch durch die Anbringung mehrerer Farbtupfen auf dem Abdomen leicht überwunden werden konnten. Dadurch waren genügend Kombinationsmöglichkeiten gegeben, um die Beobachtungskolonien, die meist nur aus einigen Dutzend Individuen bestanden, vollzählig durchzunumerieren.

b) Nestverschluß. Wie die Freilandbeobachtungen gezeigt hatten, verschließen die rote Waldameise und die Roßameise, sobald sich ihre

Kolonien zur Überwinterung vorbereiten, die Nesteingänge und dichten dadurch das Nest gegen die Außenwelt ab. Es scheint, daß dies nicht nur für die beiden genannten Arten, bei denen es durch unmittelbare Beobachtung festgestellt wurde, zutrifft, sondern daß es sich hier um eine allgemeine Regel handelt. Ich stellte mir zunächst die Frage, ob die Vorbereitungen zur Überwinterung lediglich klimatisch bedingt sind, also mit anderen Worten durch das Sinken der Temperatur im Herbst ausgelöst werden, oder ob dieselben auch bei gleichbleibender Wärme,

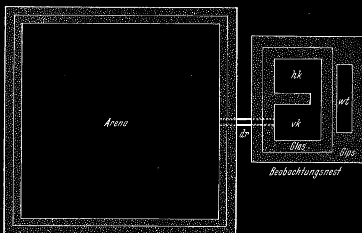


Abb. 10. Versuchsanordnung zur Beobachtung überwinternder Ameisenkolonien im Laboratorium.
dr Durchgangsröhrchen zwischen Beobachtungsnest und Arena, *hk* Hauptkammer, *vk* Vorkammer, *wt* Wassertrog.

etwa als Betätigung erblich fixierter Reaktionsrhythmen ausgeführt werden. Der Nestverschluß, der als äußeres Anzeichen der beginnenden Überwinterung besonders charakteristisch ist, erschien mir als Kriterium hierfür vor allem geeignet.

Die Antwort auf diese Frage sollten kleine Kolonien von *C. herculeanus* und *F. fusca* geben, die in den oben beschriebenen Beobachtungsnestern einquartiert waren und freien Auslauf in eine mit dem Nest verbundene Arena hatten. Die Kolonien wurden im geheizten Zimmer bei einer durchschnittlichen Wärme von 18—20° unter Beobachtung gehalten; in der Arena wurde Futter ständig bereit gestellt, so daß es den Ameisen frei stand, nach Belieben Nahrung aufzunehmen. Das Ergebnis war, daß sämtliche *Camponotus*-Kolonien beim Eintritt der kalten Jahreszeit im Spätherbst (November) ihre Nester verschlossen, obwohl sie bei der gleichbleibenden hohen Zimmertemperatur, in der sie sich befanden, vom Beginn des Winters keine Kenntnis haben konnten. Der Nestverschluß erfolgte in der Weise, daß in dem Eingangsröhrchen an der Einmündung

in die Vorkammer eine Barrikade aus Erde und Nestmaterial errichtet wurde. Der Nestverschluß unterblieb nur dann, wenn kein Verschlußmaterial vorhanden war. Wurde solches jedoch in die Arena gegeben, so erfolgte alsbald der Abschluß, obwohl die Kolonien selbst infolge der hohen Temperatur keineswegs in Kältestarre lagen, sondern normale Tätigkeit im Nest zeigten. *F. fusca* dagegen schloß den Nesteingang nur unvollständig ab, so daß die Ameisen in die Arena gelangen konnten, wo sie das ausgelegte Futter häufig annahmen. Man kann aus diesen Ergebnissen den Schluß ziehen, daß bei *C. herculeanus* der Nestabschluß unabhängig von der Außentemperatur im Herbst zur gleichen Zeit wie im Freiland ausgeführt wird, daß es sich hier also um die Betätigung eines erblich fixierten Reaktionsrhythmus handeln muß, daß dies aber offenbar, wie die Beobachtung an *F. fusca* zeigt, nicht für alle Ameisenarten zutrifft.

Hierzu seien zunächst die Beobachtungen an einer *herculeanus*-Kolonie kurz wiedergegeben, die am 6. 11. 28 bei Großhesselohe aufgefunden und am gleichen Tage in eines der oben beschriebenen Gipsnester gesetzt worden war. Sie bestand aus 1 ♀, 19 ☿☿ und 25 Larven. Die ☿☿ wurden am 18. 11. markiert, und das Nest am 21. 12. mit einer Arena verbunden, die kein Baumaterial enthielt. Die Temperatur betrug während der gesamten winterlichen Beobachtungszeit 18—22°. Trotzdem die Ameisen also keiner Temperaturerniedrigung ausgesetzt waren, verschlossen sie am Tage der Verbindung ihres Nestes mit der Arena, also der Außenwelt, das Verbindungsröhrchen mit Gipsteilchen, die sich abgelöst hatten.

Am 4. 1. 29 wurde der Verschluß im Verbindungsrohr von mir wieder entfernt und gleichzeitig ein Honigtropfen als Nahrung in der Arena ausgelegt. Der Honig wurde nicht berührt, dagegen wurde sofort damit begonnen, den Nestverschluß wieder herzustellen. Am 8. 1. war der Verschluß vollständig. Am 9. 1. wurde dasselbe Experiment mit genau dem gleichen Erfolg wiederholt. Die Nahrung wurde nicht berührt, dagegen war am folgenden Tag das Nest erneut verschlossen. Daraufhin wurde der Nestverschluß nicht mehr entfernt, sondern die Kolonie im geheizten Zimmer völlig sich selbst überlassen. Am 6. 3. wurde der Nestverschluß von den Ameisen entfernt und damit die Verbindung zur Außenwelt wieder hergestellt. Genau am gleichen Tag wurde auch in einer zweiten Beobachtungskolonie, die aus 1 ♀, 10 ☿☿ und 20 Larven bestand, das Nest wieder geöffnet. Die Öffnung wurde nur gerade so weit gemacht, daß sie von einem ☿ passiert werden konnte. Die Ameisen hatten also, ohne durch Temperaturunterschiede geleitet worden zu sein, genau so gehandelt wie in der freien Natur, auch die zeitliche Übereinstimmung ist auffallend. Das Verschließen des Nestes während des Winters kann also wohl als eine Instinkthandlung gedeutet werden, die nicht durch Außenfaktoren ausgelöst, sondern erblich fixiert ist.

Eine weitere Beobachtung zu dieser Frage hat Wellenstein an einer Kolonie von *F. fusca*, die aus 6 ♀♀ und 60 ☿☿ bestand, im Beobachtungsnest gemacht. Die Kolonie war am 6. 11. 28 in Großhesselohe aufgefunden und am 4. 12. eingetragen worden. Die Markierung und Überführung in das Beobachtungsnest erfolgte am 5. 12.; am 8. 12. wurde eine Arena ohne Baumaterial mit dem Nest verbunden. Am 11. 12. wurde ein Löffel voll Erde in die Arena gegeben und am gleichen Tage begannen die Ameisen damit, das Verbindungsröhrchen zu verschließen. Der Verschluß erfolgte an zwei Stellen, nämlich am Eingang in die Arena und am Nestausgang, also mit anderen Worten an beiden Enden des Verbindungsröhrchens. Er war jedoch kein vollständiger, sondern es wurde ein kleiner Durchgang freigelassen, durch den die Ameisen in die Arena gelangen konnten. Im Gegensatz zu *herculeanus*, die im Winter

auch im geheizten Zimmer keine Nahrung aufnahm, besuchten die *fusca*- ☿☿ häufig den ausgelegten Honigtropfen und nahmen Nahrung auf. In diesem Fall kann also kein erblich fixierter Instinkt angenommen werden, vielmehr scheint hier die Außentemperatur als auslösender Faktor maßgebend zu sein.

Im Zusammenhang mit der Frage des Nestverschlusses erhebt sich bei diesen Versuchen auch die der Ernährung der Kolonie im Winter. Es wurde eingangs erwähnt, daß die Ameisen im Gegensatz zu Bienen und Wespen im allgemeinen zur physiologischen Wärmeerzeugung nicht befähigt sind und einer solchen deshalb nicht bedürfen, weil sie den Winter in Kältestarre verbringen. Sie haben daher den Vorteil, keine Energiereserven für die Periode der Überwinterung bereithalten zu müssen. Die im Kropf der Arbeiterinnen von *F. rufa* während des Winters gespeicherten Nahrungsvorräte dienen daher, wie bereits erwähnt wurde, nicht der Bestreitung des Stoffwechsels im Winter, sondern der raschen Aufzucht der jungen Geschlechtstiere im zeitigen Frühjahr. Auch bei *C. herculeanus* konnte ich beobachten, daß in den überwinternden Kolonien ein großer Teil der Arbeiter ihren Kropf stark mit Nahrungssaft angefüllt hatte, so daß das Abdomen aufgetrieben und transparent erschien. Auch diese Nahrungsreserven scheinen vor allem für die erste Zeit nach der Überwinterung bestimmt zu sein, in der die Nahrungsquellen der Außenwelt noch spärlich fließen, andererseits aber die erhöhte Temperatur schon einen gesteigerten Stoffwechsel und damit einen erhöhten Nahrungsbedarf bedingt. Auch hier dürfte die Aufzucht der überwinterten Larven im Frühjahr besonders hohe Anforderungen in dieser Beziehung stellen.

Wie verhält es sich nun mit den in der Wärme gehaltenen *Camponotus*-Kolonien in den Beobachtungsnestern, die sich doch auch von der Außenwelt abgeschlossen haben, aber nun nicht wie unter natürlichen Freilandbedingungen in Kältestarre liegen, sondern infolge der gleichbleibenden hohen Temperatur auch einen hohen Nahrungsbedarf haben müssen? Wie die Beobachtung der Versuchskolonien zeigte, werden in diesem Fall zunächst die sozialen Reserven in den Kröpfen der Arbeiter aufgebraucht, und wenn diese aufgezehrt sind, wird schließlich ein Teil der Brut gefressen. Ich habe in einer etwas größeren Beobachtungskolonie von *C. herculeanus*, die aus 1 ♀, 80 ☿☿ und etwa 15 Larven bestand, 3mal das Auffressen von Larven unter diesen Bedingungen im Winter beobachten können. Dabei hätte die einfache Öffnung des Nestverschlusses genügt, den Weg zur Nahrung freizulegen und den Eingriff in den eigenen Volksbestand zu verhindern.

Zu erwähnen ist ferner, daß in den Beobachtungskolonien auch nach dem Verschluß des Nestausgangs ein Wächter am Ausgang postiert wurde. Der Wächter ist eine Arbeiterin meist der mittleren Größenklasse, die im Nestinnern am Ausgang Platz nimmt und dort in charakteristischer Stellung normalerweise ruhig verharrt und lediglich mit den aus- und eingehenden Ameisen Fühlerschläge austauscht. Ein vermenschlichender

Beobachter kommt unwillkürlich auf den Gedanken, daß hier wirklich ein Wachdienst in menschlichem Sinne ausgeübt wird, d. h. eine Kontrolle der Passanten und ein Alarm bei drohender Gefahr. Wie die Beobachtungen in meinen künstlichen Nestern gezeigt haben, auf die später noch im Zusammenhang mit der Frage der Arbeitsteilung näher einzugehen ist, ist dieser Wachdienst zwar kein regelmäßiger, d. h. es steht nicht immer ein Wächter am Nestausgang, und es erfolgt auch keine regelmäßige Ablösung, aber er ist doch eine durchaus normale Erscheinung. An den markierten Insassen der Beobachtungsnester ließ sich leicht feststellen, daß es, wenn auch nicht ausschließlich, so doch vorwiegend 3 oder 4 bestimmte Ameisen sind, welche den Wachdienst versehen. Die Feststellung, daß auch bei geschlossenem Nest der Wachdienst weitergeführt wird, ist im Hinblick auf die Überwinterung nicht ohne Bedeutung.

c) Überwinterungstraube. Wie die Freilandbeobachtungen bereits einwandfrei ergeben hatten, schließt sich das überwinternde Ameisenvolk ähnlich den Bienen und Wespen zu einer „Überwinterungstraube" zusammen, d. h. es konzentriert sich, so weit die räumliche Ausgestaltung des Nestes dies zuläßt, auf engstem Raum. Die Beobachtungsnester boten die Gelegenheit, die Bildung dieser Überwinterungstraube und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren eingehender zu studieren. Die Beobachtungen hierüber wurden sämtlich an Kolonien der Roßameise *C. herculeanus* gemacht, sie ergaben folgendes:

Sank die Temperatur im Beobachtungsnest auf + 8°, so setzte die Konzentration zur Überwinterungstraube ein, d. h. das ganze Ameisenvolk scharte sich um die Königin als Mittelpunkt zu einem dichten Klumpen. Die Königin ist sozusagen das Kristallisationszentrum der Überwinterungstraube; ihr jeweiliger Aufenthaltsort scheint auch den Platz zu bestimmen, an dem diese gebildet wird. Sämtliche Arbeiter sind nach der Königin als dem Mittelpunkt der Überwinterungstraube orientiert und zwar in der Weise, daß der Kopf jeder an ihrer Bildung beteiligten Ameise der Königin zugewandt, das Abdomen nach außen gerichtet ist. Bei einer genügend großen Zahl von Arbeiterinnen wird die Königin völlig eingeschlossen und ist dann von außen überhaupt nicht mehr sichtbar. Mit zunehmender Kälte zieht sich die Überwinterungstraube immer mehr bis zur äußersten Möglichkeit zusammen. Auch die Brut ist im Zentrum des Ameisenklumpens eingeschlossen. Sie wird von dem Körper der Königin und der Brutpfleger überdeckt und ist von außen nicht zu sehen. Abb. 11 zeigt dieses Stadium bei einer *herculeanus*-Kolonie, die aus der Königin, 32 ☿☿ und 12 Larven bestand, am 20. 2. 29, 11.30 Uhr vormittags bei einer Temperatur von + 2°. Die Konzentration der Kolonie ist so stark, daß man das ganze Ameisenvolk bequem mit einem Markstück zudecken könnte.

Da infolge der Markierung der Beobachtungskolonie die Arbeitsteilung der Nestinsassen bekannt war, ließ sich die Anordnung der Ameisen

in der Traube feststellen. Es zeigte sich, daß die der Königin und Brut zunächst sitzenden Arbeiterinnen stets Brutpfleger waren, als solche, deren normale Tätigkeit in der Aufzucht und Pflege der Larven bestand. Nach außen hin schlossen sich an sie die Bauarbeiter und die Ameisen des Außendienstes an, welche die Peripherie der Überwinterungstraube bildeten. In der äußersten Schicht finden sich schließlich auch die Wächter, die sich als letzte der Überwinterungstraube zugesellen, wenn diese bereits gebildet ist, und die sie auch als erste wieder verlassen, um ihren Wachdienst am Nestausgang aufzunehmen.



Abb. 11. Überwinterungstraube einer Kolonie von *C. herculeanus* (1 ♀, 32 ☿☿ und 12 Larven) in der Hauptkammer des Beobachtungsnestes (20. 2. 29, 11 Uhr, Temperatur + 2°).

Bei Temperaturen zwischen 5 und 8° können noch leichte Antennenbewegungen durch Reize (Erschütterung, Lichteinfall) ausgelöst werden. Die Arbeiterinnen stehen in dieser Temperaturstufe in der Regel mit hocherhobenem Körper auf den Spitzen der Tarsen; der Wächter ist meist noch am Nestausgang auf seinem Posten (Abb. 12). Sinkt die Temperatur tiefer, so gesellt sich der Wächter zu den übrigen und fügt sich in die Peripherie der Überwinterungstraube ein. Bei Temperaturen unter 0° sind die Ameisen völlig erstarrt und wie leblos. Das Abdomen ist eingekrümmt, die Beine angezogen, viele Ameisen liegen auf der Seite und können weggenommen werden, ohne sich im geringsten zu rühren. Auf den Rücken gelegt, verharren sie wie tot in ihrer Lage. Sie sind jedoch nicht gefroren, sondern im physiologischen Zustand der Kältestarre, Körper und Gliedmaßen lassen sich passiv bewegen, und bei vorsichtigem Erwärmen erwachen die Tiere wieder zum Leben. Die tiefste Temperatur der eine meiner Beobachtungskolonien ausgesetzt wurde, betrug — 13°; hierbei gingen die Königin und 2 Arbeiter zugrunde.

Beim Ansteigen der Temperatur über 5° lösten sich in der Regel als erste die Wächter aus der Überwinterungstraube und gingen in die Vorkammer, bei 8° begann die ganze Traube sich aufzulösen und bei 9° saßen die Ameisen zerstreut im Nest herum, wenn auch eine größere Ansammlung meist noch in der Umgebung der Königin zu sehen war.

Noch höhere Temperaturgrade führten zur Aufnahme der normalen Tätigkeit im Nest.

Die Beobachtungen im Nest ergaben demnach folgende interessante Feststellung: Die untere Aktivitätsgrenze von *C. herculeanus* liegt

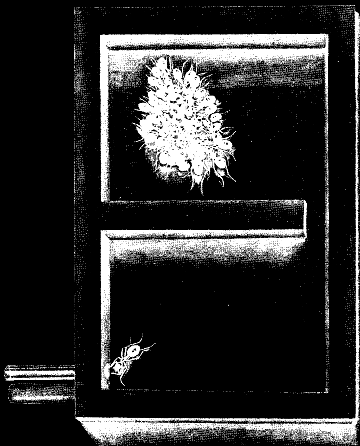


Abb. 12. Überwinterungstraube derselben Kolonie von *C. herculeanus*, die auf Abb. 11 dargestellt ist, mit ausgestelltem Wächter (21. 1. 29, Temperatur + 6°).

bei + 8° C. Wird diese Temperatur erreicht, so wird im Nest die Überwinterungstraube gebildet. Die Stelle, an der sie sich befindet, wird offenbar durch den Aufenthaltsort der Königin bestimmt, die das Kristallisationszentrum der Überwinterungstraube darstellt und nach der die Arbeiter ausgerichtet sind. Mit der Königin befindet sich die überwinternde Brut im Zentrum der Traube. Die Arbeiter sind entsprechend der Arbeitsteilung um die Königin herum konzentrisch angeordnet. Die

Bildung der Überwinterungstraube ist eine ausgesprochen temperaturbedingte Erscheinung.

d) Erwachen aus der Winterruhe. Wie die Bildung der Überwinterungstraube durch die Temperatur bestimmt wird, so ist auch das Erwachen der Kolonie aus der Winterruhe eine temperaturbedingte Angelegenheit. Mit dem Anstieg der Temperatur über die untere Aktivitätsgrenze löst sich die Überwinterungstraube auf, und die normale Tätigkeit im Nest setzt ein. Die Beobachtung der Kolonien in den künstlichen Nestern gestattet auch hier einige weitere Feststellungen.

Am 25. 2. 29 begann in einer meiner *Camponotus*-Beobachtungskolonien bei + 9° die Auflösung der Überwinterungstraube. Die Wächter hatten sich bereits in die Vorkammer begeben. Als erste Arbeit wurde nun eine tote Ameise, die während des Winters gestorben war, in das Eingangsröhrchen geschafft, wo sie unmittelbar hinter der Erdbarriere, die dieses verschloß und die noch nicht entfernt worden war, zunächst abgelegt wurde. Es scheint demnach, daß nach dem Winter als eine der ersten Arbeiten der erwachenden Kolonie die Toten aus dem Nest entfernt werden.

In meinen Beobachtungskolonien, die während des Winters im ungeheizten Raum gehalten wurden, sind während der Überwinterung fast ausschließlich Arbeiter der kleinsten Größenklasse zugrunde gegangen. Ich glaube nicht, daß dies auf eine größere Anfälligkeit der kleinen Arbeiter zurückzuführen ist, sondern vielmehr darauf, daß die kleinsten Arbeiter in den jungen Kolonien, wie ich sie zu meinen Versuchen verwendete, auch die ältesten sind, denn sie werden ja zuerst erzeugt, und daher auch am ehesten eines natürlichen Todes sterben.

Nach der Überwinterung begann in meinen Beobachtungsnestern alsbald die Aufzucht der überwinterten Larven. Dabei zeigte sich, daß auch hier offenbar einige Larven besonders gut gefüttert und gepflegt werden und infolgedessen rascher heranwachsen als ihre gleichalten Geschwister. Am 14. 5. 29 sah ich in einem meiner Beobachtungsnester, daß mehrere Larven zu der 4—5fachen Größe ihrer mit ihnen überwinterten Schwesterlarven herangewachsen waren. Diese Bevorzugung einzelner Larven auf Kosten ihrer Geschwister entspricht wiederum vollkommen den Verhältnissen bei der Koloniegründung (Eidmann, 1926), bei der auch eine Larve zunächst bevorzugt zur Entwicklung gebracht wird, offenbar, um möglichst bald Hilfskräfte für die sozialen Arbeiten in der entstehenden Kolonie verfügbar zu haben. Auch in den jungen Kolonien dürfte die rasche Aufzucht von Arbeitern und die dadurch bedingte Vergrößerung der Volkszahl von Vorteil für das weitere Schicksal des Ameisenvolkes sein. Interessant ist darüber hinaus aber auch die Feststellung, daß die Instinkte der Königin in so ausgesprochenem Maße auch den Arbeitern zukommen und von diesen, wie gerade aus der Beobachtung der Überwinterung der Brut und ihrer anschließenden Weiterentwicklung

hervorgeht, in gleicher Weise betätigt werden wie von der Königin, solange diese noch allein alle sozialen Arbeiten auszuführen hat.

4. Überwinterung und Arbeitsteilung.

Während bei den Bienen und Wespen die verschiedenen sozialen Arbeiten wie Brutpflege, Wabenbau, Wachdienst und Ausfliegen zur Tracht in Form einer Arbeitskette von jeder Arbeiterin im Verlauf ihres Lebens in bestimmter zeitlicher Aufeinanderfolge ausgeführt werden, scheint dies bei den Ameisen nicht der Fall zu sein. Hiergegen spricht schon der häufig vorkommende Polymorphismus der Arbeiterkaste, der in besonderen Fällen, wie etwa bei der Gattung *Pheidole*, zu einer Trennung der Arbeiter in zwei völlig verschiedene Morphen, Soldaten und Arbeiter, geführt hat. Es ist schon von vornherein anzunehmen, daß der Soldat nicht dieselben Arbeiten ausführt und wohl vielfach auch gar nicht ausführen kann, wie der Arbeiter. Die Frage der Arbeitsteilung bei den Ameisen ist zur Zeit noch keineswegs genügend geklärt; es ist auch angesichts der verschiedenen sozialen Organisation bei den einzelnen Arten nicht zu erwarten, daß sich dafür ein allgemeingültiges Schema finden läßt.

In meinen markierten Beobachtungskolonien von *C. herculeanus* haben wir der Frage der Arbeitsteilung große Aufmerksamkeit gewidmet und verschiedene soziale Tätigkeiten, nämlich Brutpflege, Wachdienst und Außendienst (Nahrungsbeschaffung) verfolgt, d. h. festzustellen versucht, ob diese jeweils von bestimmten Individuen ausgeführt werden, oder ob sich keine solche Arbeitsordnung erkennen läßt. Die über längere Zeiträume sich erstreckenden Beobachtungen zeigten, daß eine strenge Arbeitsteilung zwar nicht besteht, d. h. daß ein Wächter beispielsweise nicht etwa ausschließlich Wachdienst versieht und sich niemals an anderen Arbeiten beteiligt, daß aber doch ganz deutlich eine ausgesprochene Bevorzugung gewisser sozialer Arbeiten durch ganz bestimmte Individuen besteht. So ließ sich an der Markierung leicht erkennen, welche Arbeiter in der Regel als Wächter, Brutpfleger und Ausgeher tätig sind. Meine Beobachtungen beziehen sich jedoch wohlverstanden ausschließlich auf Erstlingskolonien, und es ist durchaus möglich, daß in geschlechtsreifen, zahlenmäßig starken Völkern eine viel strengere Regelung der Arbeitsteilung durchgeführt ist.

Wie die Durchbeobachtung meiner Beobachtungskolonien zeigte, *wird die Arbeitsordnung in den Kolonien durch die Überwinterung in keiner Weise unterbrochen,* d. h. die Arbeiter führen nach der Überwinterung die gleichen Arbeiten aus wie vor derselben. Bereits bei der Darstellung meiner Beobachtungen über die Bildung und Auflösung der Überwinterungstraube wurde über das Verhalten der Wächter einiges gesagt. Gerade der Wachdienst stellt ein besonders gutes und leicht zu beobachtendes Beispiel zu der Frage der Überwinterung und Arbeitsteilung dar.

Normalerweise steht am Eingang zum *Camponotus*-Nest ein Wächter und zwar in charakteristischer Stellung an der inneren Nestöffnung. Der Kopf ist dem Eingang zugewandt, die Antennen berühren die beiden gegenüberliegenden Wände der Eingangsöffnung (Abb. 13). In dieser Stellung kann man den Wächter stundenlang auf seinem Posten sehen. Er tauscht mit den aus- und eingehenden Nestbewohnern Fühlerschläge und rückt wohl auch, um diese vorbei zu lassen, etwas zur Seite. Fremde Eindringlinge veranlassen ihn, wie Versuche mit Arbeitern von *Myrmica rubra*, die in die Arena gesetzt wurden und auf der Suche nach einem

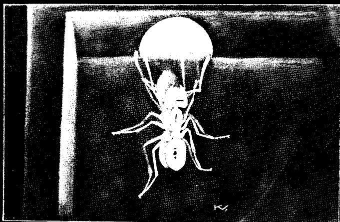


Abb. 13. Wächter von *C. herculeanus* in typischer Stellung am Nestausgang.

Versteck in das Nest einzudringen versuchten, zeigen, zu Abwehr und Alarm. Der Wachdienst wird nicht von einem Arbeiter allein ausgeführt; es ist vielmehr eine Art Wache vorhanden, d. h. 3 oder 4 Arbeiter, die man immer wieder als Wächter am Tor stehen sieht. Der Wachdienst kann unterbrochen werden, gelegentlich sieht man auch einmal eine andere Ameise Wache stehen, eine straffe Ordnung herrscht nicht.

Bei der Bildung der Überwinterungstraube sind die Wächter diejenigen, die ihren Dienst am längsten versehen und auch dann noch am Eingang postiert sind, wenn dieser längst verschlossen ist. Während die Kolonie sich bei 8° zur Überwinterung zusammenschließt, wird der Wachdienst bei 7°, ja selbst 6° noch ausgeübt. Erst dann schließt sich der letzte Wächter der Überwinterungstraube an, und zwar fügt er sich mit schon von der Kälte verlangsamten Bewegungen in deren Peripherie ein. Beim Erwachen aus der Winterruhe im Frühjahr sind die Wächter wiederum die ersten, die sich aus der Überwinterungstraube lösen. Man sieht sie beim Ansteigen der Temperatur über 5—6° bereits in der Vorkammer, wenn alle übrigen Ameisen noch zusammengeschlossen in der Hauptkammer sind. Mit weiterem Ansteigen der Temperatur,

bei 7—8°, wird der Wachdienst dann wieder aufgenommen, noch ehe der Nesteingang geöffnet ist.

Auch die übrigen Arbeitsgruppen, die Arbeiter des Außendienstes und die Brutpfleger, gehen nach dem Erwachen aus der Winterruhe jeweils wieder der Beschäftigung nach, die sie vor der Überwinterung ausgeübt haben. Wie schon erwähnt, kommt auch die Arbeitsordnung in der Anordnung der Ameisen in der Überwinterungstraube zum Ausdruck, indem der Brut am nächsten, also im Zentrum der Traube, die Brutpfleger sitzen und um sie herum die Arbeiter des Außendienstes angeordnet sind, in deren äußerste Schicht sich die Wächter einfügen.

Weitere sehr interessante Beobachtungen zu der Frage Überwinterung und Arbeitsteilung hat dann noch Wellenstein an der roten Waldameise *F. rufa rufopratensis* in der Eifel in den Jahren 1928 und 1929 gemacht. Die Kolonien der roten Waldameise haben bekanntlich ein mehr oder weniger ausgedehntes Jagdgebiet, das mehrere Hektar groß sein kann. In diesem Jagdgebiet befinden sich die Aphidenbäume, die von den Ameisen besucht werden und in normalen Zeiten ihre wichtigste Nahrungsquelle darstellen. Auch die Erbeutung anderer Insekten durch Raub als zusätzliche Nahrung spielt sich im Jagdgebiet ab. Die einzelnen Teile dieses Gebietes sind durch ein System von Straßen erschlossen, die vom Nest strahlenförmig ausgehen und vor allem zu den Aphidenbäumen hinführen, und auf denen in den Zeiten der normalen Aktivität ein ständiger Verkehr herrscht.

Im September 1928 markierte Wellenstein in den Jagdgebieten zweier Nester die auf den verschiedenen Straßen aus- und eingehenden Ameisen und zwar in einer durchschnittlichen Entfernung von 30 m vom Nest. Die Ameisen, die auf einer bestimmten Straße verkehrten, wurden alle mit der gleichen Farbe gekennzeichnet, auf verschiedenen Straßen wurden dagegen verschiedene Farben verwendet. Bei einer Beobachtung von über einem Monat zeigte sich zunächst, daß die roten, gelben und blauen Ameisen immer auf denselben Straßen auszogen und auf ihnen ins Nest zurückkehrten, daß also „Straßenstetigkeit" besteht. Das bedeutet aber, daß der Außendienst nicht nur von denselben Ameisen ausgeübt wird, sondern daß die Arbeitsteilung noch eine viel weitergehende Spezialisierung aufweist, indem sogar die Außenwelt nochmals an ganz bestimmte Gruppen von Ausgehern aufgeteilt ist. Wie weit diese Spezialisierung geht, ob vielleicht auch ganz bestimmte Bäume, ja ganz bestimmte Gruppen von Aphiden immer von denselben Ameisen besucht werden, wurde nicht festgestellt, doch wären weitere Beobachtungen in dieser Richtung im Hinblick auf die Frage der Arbeitsteilung von großem Interesse.

Die Beobachtungen an den markierten Waldameisenkolonien wurden im Frühjahr 1929 nach dem Erwachen derselben aus der Winterruhe fortgesetzt, und es zeigte sich, daß auch nach der Überwinterung die

gelben Ameisen ins „gelbe Jagdgebiet", die blauen in „das blaue Jagdgebiet" usw. zogen, daß also die Arbeitsordnung durch die Überwinterung in keiner Weise unterbrochen war, daß also hier dieselben Verhältnisse bestanden, wie bei meinen *Camponotus*-Beobachtungskolonien. Wir wissen zwar noch nicht, ob eine Ameise ihr ganzes Leben lang immer nur die gleiche Arbeit ausführt, ob also im Gegensatz zu der „Arbeitskette" bei den Bienen und Wespen eine „Arbeitsstetigkeit" vorliegt, oder ob auch bei den Ameisen ein gewisser, vielleicht gesetzmäßiger Wechsel stattfindet, der mit dem Lebensalter in Beziehung steht. Da die physiologische Lebensdauer der Ameisenarbeiterinnen jedoch viel länger ist als die der Bienen und Wespen ist die Beobachtung dieser Verhältnisse bei den Ameisen zeitraubender und schwieriger als bei jenen, doch ist es ohne Zweifel erwünscht, hierüber einmal Klarheit zu gewinnen. Wie die hier mitgeteilten Beobachtungen und Versuche jedoch gezeigt haben, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die gerade bestehende Arbeitsordnung in den Ameisenkolonien durch die Überwinterung nicht unterbrochen wird.

5. Überwinterung und Koloniegründung.

Bei der Mitteilung meiner Beobachtungen an überwinternden Ameisen-Kolonien im Freiland habe ich bereits wiederholt darauf hingewiesen, daß zwischen der Überwinterung und der unabhängigen Koloniegründung bezüglich des zeitlichen Verlaufs in der Aufzucht der Brut eine auffallende Übereinstimmung besteht. Diese Parallelen sind nicht etwa zufällige, sondern es handelt sich um die Auswirkungen erblich fixierter Instinkte, die der Königin sowie den von ihr abstammenden Arbeitern zukommen. Aufschlußreich in dieser Hinsicht waren besonders die Formicinen *Lasius niger*, *Lasius flavus*, *Formica fusca* und *Camponotus herculeanus*.

Von *L. niger* wie *flavus* fanden sich im Freiland überwinternde Kolonien sowohl mit als auch ohne Larven vor. Bei beiden Arten sind dementsprechend auch 2 Formen der Koloniegründung bekannt geworden, nämlich nach Gruppe II und III der unabhängigen Koloniegründung. Ich habe bereits die Vermutung ausgesprochen, daß jene Kolonien, deren Gründung nach Gruppe II erfolgt ist, mit Larven überwintern, während die Kolonien, die ohne Larven überwintern, von Königinnen abstammen, welche die Kolonien nach Gruppe III gegründet haben. Dies besagt also, daß der bei der Koloniegründung betätigte Instinkt der Königin, soweit er den zeitlichen Verlauf der Aufzucht der Brut bestimmt, in der ja das Wesen der Koloniegründung besteht, auf die Arbeiter vererbt und von diesen während des Bestehens der Kolonie zeitlebens in der gleichen Weise weiter betätigt wird.

F. fusca überwintert regelmäßig, wie wahrscheinlich alle *Formica*-Arten, ohne Brut. Die Koloniegründung verläuft denn auch nach

Gruppe III, d. h. das befruchtete Weibchen überwintert allein und beginnt erst im nächsten Frühjahr mit der Eiablage, um dann in allerdings sehr kurzer Zeit die ersten Arbeiter aufzuziehen. Auch diese Eigentümlichkeit im zeitlichen Verlauf der Aufzucht der Brut nach der Überwinterung ist für die Gattung *Formica*, wie die Beobachtungen an der roten Waldameise gezeigt haben, offenbar besonders charakteristisch. *C. herculeanus* endlich überwintert regelmäßig mit Larven; die Koloniegründung verläuft entsprechend nach Gruppe II.

Wenn dieser offensichtliche Zusammenhang und das dürfte wohl nicht mehr zweifelhaft sein, wirklich stimmt, dann müssen sich auch aus dem Verlauf der Koloniegründung Rückschlüsse auf den zeitlichen Verlauf der Überwinterung und umgekehrt ziehen lassen. Die durch die Freilandbeobachtungen festgestellte Tatsache, daß fast alle einheimischen Myrmicinen mit Larven überwintern, erlaubt demnach den Schluß, daß deren Koloniegründung, soweit sie eine unabhängige ist, nach Gruppe II verläuft. Andererseits würde eine Art, die ohne Larven überwintert und deren Koloniegründung noch unbekannt ist, die Voraussage rechtfertigen, daß bei ihr die Kolonien nach Gruppe I oder III gegründet werden.

Aber auch für die Arten mit abhängiger Koloniegründung, die also mit Hilfe fremder Ameisen ihre Kolonien zu gründen pflegen, ist die Frage der Überwinterung in diesem Zusammenhang nicht ohne Interesse. Zwar läßt die Feststellung, ob solche Ameisen mit oder ohne Brut überwintern, keinen unmittelbaren Rückschluß auf die Koloniegründung zu, wohl aber kann sie darüber Aufschluß geben, in welcher Weise die Vorfahren derselben, die ihre Kolonien noch auf unabhängigem Wege gründeten, diese durchgeführt haben. Dies kann für die Frage der Abstammung „abhängiger" Arten unter Umständen nicht ohne Bedeutung sein. *F. rufa*, die ohne Brut überwintert, stammt also aller Wahrscheinlichkeit nach von solchen Arten ab, die ihre Kolonien nach Gruppe I oder III gründen, also von *Formica*-Arten mit unabhängiger Koloniegründung. *L. fuliginosus* wird dagegen von Ahnen herzuleiten sein, die die Koloniegründung nach Gruppe II vollzogen.

Man hat über die Frage der Vererbung der mütterlichen Instinkte der Ameisen auf die Arbeiter viel diskutiert und hat wiederholt darauf hingewiesen, daß von den Arbeitern Instinkthandlungen ausgeführt werden, welche die Königin anscheinend niemals in ihrem Leben tätigt. Je mehr man jedoch mit der Biologie der Ameisenkönigin vertraut wurde, je mehr man vor allem den geheimnisvollen Schleier lüftete, der über der Koloniegründung lange Zeit ausgebreitet lag, desto mehr erkannte man, daß die Ameisenkönigin im Besitz vieler Instinkte ist, die nur den Arbeitern eigentümlich schienen. Gerade in der Koloniegründungsperiode führt die junge Königin einen großen Teil jener sozialen Arbeiten allein aus, die ihr später beim Erscheinen der ersten Arbeiter alsbald von diesen abgenommen werden, wie Nestbau, Brutpflege usw. Man erkannte,

daß das Weibchen zu sehr vielen Triebhandlungen befähigt ist, die es normalerweise in der voll entwickelten Kolonie niemals mehr ausführt, d. h. nicht mehr auszuführen braucht, daß es diese aber wenigstens einmal im Leben, eben bei der Koloniegründung, doch ausgeführt hat. Versuche mit isolierten Ameisenköniginnen aus alten Kolonien haben denn auch gezeigt, daß diese Instinkte später nicht etwa erloschen sind, sondern unter besonderen Bedingungen, nämlich in der Zwangslage der Isolierung, in der die Königin auf sich selbst angewiesen ist, wieder betätigt werden können. Die Königin ist also keineswegs zu einer reinen „Eierlegmaschine" geworden, sondern auch im volkreichen Staat noch im vollen Besitz ihrer psychischen Potenzen.

Ich halte es aber darüber hinaus für durchaus möglich, daß „latente Instinkte" bei der Königin vorhanden sind, die überhaupt niemals im Leben betätigt werden und sich somit auch meist gar nicht nachweisen lassen. Solche Instinkte können deshalb trotzdem auf die Nachkommen, in diesem Fall die Arbeiter, vererbt und von diesen aktiviert werden. Die abhängige Koloniegründung scheint hierfür zahlreiche Beispiele zu liefern, indem die Königin in diesem Fall im allgemeinen die Brutpflege, die ihr von Anfang an von ihren Hilfsameisen abgenommen wird, überhaupt nicht mehr ausübt, während die von ihr abstammenden Arbeiter — wie etwa bei *F. rufa* — durchaus dazu befähigt sind. Hier halte ich das Vorhandensein solcher latenter Instinkte beim Weibchen für möglich und wahrscheinlich. Daß bei den weitgehend degenerierten arbeiterlosen Sozialparasiten wie *Anergates*, unter anderem viele soziale Instinkte völlig erloschen sind, soll damit keineswegs bestritten werden. Hier fehlt aber auch die Arbeiterkaste völlig, und damit entfällt jede Notwendigkeit der Aktivierung solcher Instinkte überhaupt, also auch ihrer latenten Erhaltung beim Weibchen.

Jedenfalls scheint mir nichts gegen eine weitgehende psychische Übereinstimmung, ja Gleichheit der Ameisenkönigin mit den von ihr abstammenden Arbeitern zu sprechen, und damit bietet die Frage der Vererbung der Instinkte auf die Arbeiter auch in den Fällen, in denen diese dem Weibchen zu fehlen scheinen, keine Schwierigkeiten. Allerdings halte ich die von mir früher angedeutete Möglichkeit der Vererbung der Instinkte der Arbeiter über Männchen, die von eierlegenden Arbeiterinnen abstammen (Eidmann, 1929, S. 112f.) für einen Weg, der unter Umständen gleichfalls nicht außerhalb der Diskussion über diese Frage gestellt werden darf. Die Übereinstimmung des zeitlichen Verlaufs der Überwinterung der Brut mit den Verhältnissen bei der Koloniegründung zeigt aber wieder an einem besonders deutlichen Beispiel, wie weitgehend die Instinkte der Königin und der Arbeiter übereinstimmen, und wie groß doch die Wahrscheinlichkeit einer direkten Vererbung dieser Instinkte auf die Arbeiterkaste ist.

6. Feinde der Ameisen im Winter.

Die Überwinterung bringt den Ameisen manche Gefahren, ist doch das Zusammenballen im Nest zur Bildung der Überwinterungstraube und die Bewegungslosigkeit der Kältestarre ein Gefahrenmoment, welches den Ameisenfeinden große Vorteile gewährt. Allerdings erfolgt die Überwinterung in den tiefstgelegenen und am schwersten zugänglichen Nestpartien, und so gelingt es tatsächlich nur wenigen myrmekophagen Tieren, sich normalerweise Zugang zu den gefüllten Speisekammern des winterlichen Ameisennestes zu verschaffen. Als Ameisenfeinde kommen in der gemäßigten Zone im Winter nur Warmblüter, also Vögel und Säugetiere, in Frage, denn nur sie sind auch während des Winters in voller Aktivität. Poikilotherme Tiere schalten aus, weil sie genau wie die Ameisen selbst durch die winterliche Kälte in ihrer Tätigkeit lahmgelegt sind. Raubinsekten und Parasiten, die einer solchen Massenansammlung bewegungsloser Insekten erheblich zusetzen und sich ihnen überdies leicht nähern könnten, kommen daher auch nicht in Frage.

Die in Erdnestern lebenden Ameisen können im Winter nur von grabenden Tieren, die in Holznestern lebenden nur von solchen erreicht werden, die die schützenden Holzschichten zu beseitigen wissen. In unserem Faunengebiet sind es vor allem die Spechte, die hierzu in der Lage sind und auch die wichtigsten Feinde der überwinternden Ameisen darstellen. Unter ihnen stehen an erster Stelle die Erdspechte und der Schwarzspecht. Der Grünspecht (*Picus viridis* L.) ist in seiner Ernährung auf Ameisen und deren Puppen spezialisiert, die er mit der langen, bis über 10 cm über die Schnabelspitze vorstreckbaren Zunge anleimt (Niethammer, 1938, S. 6). Nach Magenuntersuchungen stellen die Gattungen *Lasius*, *Formica* und *Myrmica* das Hauptkontingent, und zwar gegen 99% der Nahrung dar (Madon, 1930; zit. nach Niethammer). Nach Wasmann (1905, 1912) ernährt sich der Grünspecht im Winter fast ausschließlich von *F. rufa* und *pratensis*, in deren Nester er tiefe Löcher hineinhackt, welche die hartgefrorene Oberflächenschicht durchbrechen und ihm Zugang zu der überwinternden Kolonie gewähren. Diese Löcher können bis zu 75 cm tief in das Nest eingreifen und weitgehende Zerstörungen hervorrufen, durch die die Kolonien vernichtet, meist aber stark geschwächt werden können. Wo allerdings die überwinternde Kolonie sehr tief im Boden liegt oder wie in den Nestern von *F. rufa* und *rufopratensis* durch einen den Nestkern bildenden Wurzelstock geschützt ist, dürfte es den Spechten oft gar nicht möglich sein, bis zu den Ameisen selbst vorzudringen. Vielleicht hängt es hiermit zusammen, daß manche Waldameisennester von den Spechten verschont bleiben oder nur oberflächlich angegriffen werden, wobei im letzteren Fall mehr die fetten Larven von *C. floricola* Hbst. (s. oben) die erstrebte Beute darstellen dürften als die Ameisen selbst.

Der Grauspecht (*Picus canus* Gm.) ernährt sich ganz ähnlich wie der Grünspecht und spielt als Ameisenvertilger die gleiche Rolle wie dieser. Ich habe ihn oft beobachtet, wie er im zeitigen Frühjahr auf Wiesen den erdbewohnenden Ameisen, vor allem wohl *Lasius niger* und *Myrmica rubra* nachstellte. Er machte trichterförmige Löcher in den Boden, die bis zu den Ameisen vordrangen, und leckte die Ameisen auf.

Wellenstein hat in der Eifel im Winter 1928/29 die Tätigkeit der Spechte an den Nestern der roten Waldameise eingehender beobachtet und kommt auf Grund seiner Erfahrungen zu der Ansicht, daß neben den Erdspechten vor allem auch der Schwarzspecht (*Dryocopus martius* L.) als Vertilger der roten Waldameise in Frage kommt, was auf Grund von Magenuntersuchungen früherer Autoren bereits vermutet wurde. Er meint, daß der Specht als typischer Bewohner des Nadelwaldes, vielleicht sogar als Zerstörer der *rufa*-Nester eine weit größere Rolle spielt als die Erdspechte, die mehr an Waldrändern und im Laubwald vorkommen als jener. Vor allem bildet für den kräftigen Schwarzspecht, der auch völlig gesundes Holz in weitem Umfang aufzumeißeln vermag, der im Nestinnern vorhandene Wurzelstock kein Hindernis, um zu der überwinternden Kolonie vorzudringen.

Wellenstein hat 47 Nester der roten Waldameise unter Beobachtung gehalten und genaue Aufstellungen über die Spechtzerstörungen an diesen gemacht. Von diesen zeigten nicht weniger als 41 im Laufe des Winters Spechteinschläge, deren Zahl im Maximum 24 betrug. Die Einschläge fanden sich zum Teil in der oberen Hälfte der Nestkuppel, galten also in diesen Fällen wohl mehr den *Cetonia*-Larven als den Ameisen, zu denen sie gar nicht vordrangen. Vielfach waren sie jedoch an der Nestbasis zu finden (Abb. 14), von wo aus ja der kürzeste Weg zu der in der Tiefe des Nestes überwinternden Kolonie führt. In diesen Fällen war auch der Stock im Innern des Nestes häufig aufgehackt und weitgehend zerstört. Die Reste der beschädigten Kolonien bauten im Frühjahr entweder ihre alte Wohnung wieder auf oder wanderten aus und gründeten in der Nähe ein neues Nest, doch wurde gelegentlich auch die völlige Vernichtung einer Kolonie beobachtet. Niemals jedoch waren durch die Tätigkeit der Spechte ganze Siedlungen zerstört. Wellenstein schlägt vor, im Hinblick auf die Nützlichkeit der roten Waldameise als Schädlingsvertilgerin im Walde, die Nester gegen derartige Eingriffe durch aufgelegte Hauben aus Maschendraht oder durch Abdecken mit frischem Fichtenreisig, das im Frühjahr wieder entfernt wird, zu schützen. Er weist ferner darauf hin, daß die Spechte vor allem auch im ersten Frühjahr schädlich werden, wenn sie während der Sonnungsperiode die in großen Massen auf der Nestkuppel sitzenden noch trägen Ameisen auflecken.

Außer den Spechten kommen als Feinde der Waldameisen im Winter noch der Fuchs, der Dachs und das Schwarzwild in Frage. Vor allem

wurde der Fuchs wiederholt beobachtet, wie er die Nesthügel aufgrub, doch dürfte es ihm wohl nur in Ausnahmefällen gelingen, bis zum Ameisenvolk vorzudringen, was wohl auch weniger seine Absicht sein wird. Er scheint es vor allem auf die viel leichter zugänglichen *Cetonia*-Larven abgesehen zu haben. Der Dachs kommt, da er selbst einen Winterschlaf hält, wohl nur in geringerem Ausmaß als Ameisenfeind in Frage. Auch das Schwarzwild scheint die Nester vielfach gar nicht der Nahrung wegen aufzuschlagen, sondern mehr, um sich in dem Nestmaterial einen trockenen



Abb. 14. Nesthügel der roten Waldameise *F. rufa rufopratensis* mit zahlreichen Spechteinschlägen an der Basis des Nestes (Daun, Eifel, April 1929). Photographiert WELLENSTEIN.

und warmen Lagerplatz zu sichern, so daß alle diese Beschädigungen durch Säugetiere, die durch die sommerliche Bautätigkeit des Ameisenvolkes bald wieder behoben werden, den Bestand der Kolonien im allgemeinen weniger gefährden, als es zunächst den Anschein haben mag.

Mehr noch als die erdbewohnenden Ameisen sind die holzbewohnenden Arten gegen Feindwirkungen im Winter gesichert. Ich denke hier besonders an die Roßameise *C. herculeanus*, so weit sie ihre Nester in der typischen Form im Kernholz gesunder Bäume anlegt. Der starke Schutz, den der das Nest umgebende dicke Splintholzmantel gewährt, kann nur von dem Schwarzspecht durchbrochen werden, der denn auch als einziger Feind der Roßameise im Winter in Frage kommt. Er meißelt tiefe, rinnenförmige Einschläge in die Stämme, die bis zu den Nestkammern durchgreifen und es ihm ermöglichen, die in Kältestarre liegenden Ameisen aus ihrem Winterquartier herauszuholen. Diese Einschläge können eine Länge von 60 cm bei einer Tiefe von 15 cm erreichen und

sind so breit, daß der Specht vollkommen darin verschwinden kann. In meiner Arbeit über die Biologie der Roßameise (Eidmann, 1928, Abb. 9) habe ich eine Abbildung einer „Ameisenfichte" gegeben, auf der die enorme Ausdehnung der Spechteinschläge deutlich zu sehen ist. Die Arbeit, die hier geleistet wird, ist gewaltig, der Boden ist in weitem Umkreis von den herausgemeißelten Holzsplittern bedeckt, und die Zahl der Einschläge kann beträchtlich sein. Altum zählte einmal an einer solchen Ameisenfichte aus dem Erzgebirge deren nicht weniger als 17. Ich selbst habe am 18. 4. 29 im Forstamt München-Süd bei dem Forsthaus Fasangarten in einem 30—40jährigen Fichtenbestand 12 Ameisenfichten auf einer Fläche von nur $^1/_{10}$ ha gefunden, die im Durchschnitt 4 Spechteinschläge (Max. 9) aufwiesen. Hier scheint eine ganze *Camponotus*-Siedlung einem Schwarzspecht als Wintervorrat gedient zu haben. Derartige vom Specht bearbeitete Ameisenbäume sind nicht nur technisch stark entwertet, sondern auch in hohem Maße dem Windbruch ausgesetzt und können Ausgangszentrum von Windwurfflächen werden. Allerdings hat die Spechtarbeit doch auch ein Gutes, daß nämlich der Forstmann auf die Ameisen aufmerksam wird und die Beseitigung der geschädigten Bäume und ihrer Insassen veranlassen kann.

Ein großer Teil der Spechteinschläge in der erwähnten *Camponotus*-Siedlung befand sich an der Basis und dem Wurzelanlauf der Stämme, ein Zeichen, daß sich die überwinternde Ameisenkolonie vorwiegend in den untersten und tiefsten Nestpartien zusammendrängt. Es wird dem Schwarzspecht trotz seiner gewaltigen Arbeit an den Ameisenfichten doch wohl nur ausnahmsweise gelingen, die Kolonien restlos zu vernichten, wenn auch eine starke Dezimierung der Völker in den meisten Fällen anzunehmen ist.

Die Feindwirkungen der belebten Umwelt auf die überwinternden Ameisenkolonien sind demnach im allgemeinen verhältnismäßig gering, wenn auch einige Spezialisten unter den Ameisenfressern den Schutz, den die Ameisen in der Tiefe ihrer Nester im Winter genießen, zu durchbrechen wissen. Aber auch in diesem Fall werden die Kolonien im allgemeinen nicht völlig zerstört, sondern meist nur geschädigt und können sich aus den erhalten gebliebenen Resten wieder regenerieren.

Zusammenfassung.

Im folgenden seien die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Arbeit nochmals in Kürze zusammengefaßt.

1. Die Ameisen der gemäßigten und kalten Klimate verbringen den Winter in der Tiefe ihrer Nester dicht zusammengedrängt als „Überwinterungstraube" in Kältestarre.

2. Besondere Neststrukturen, Überwinterungskammern oder Überwinterungsnester können vorhanden sein, welche das überwinternde

Ameisenvolk aufnehmen. Auch kann abseits des Nestes ein besonderes Winternest errichtet werden, in welches die Kolonie bei Eintritt der kalten Jahreszeit übersiedelt, um im Frühjahr wieder in das Hauptnest zurückzukehren. Im allgemeinen fehlen solche Einrichtungen, die Kolonie konzentriert sich dann in den tiefsten Nestkammern zur Winterruhe.

3. Die Überwinterung kann mit oder ohne Larven, mit oder ohne geflügelte Geschlechtstiere erfolgen. Niemals überwintern latente Entwicklungsstadien, d. h. Eier oder Puppen. Die deutschen Myrmicinen überwintern offenbar sämtlich mit Larven. Von den Formicinen überwintern die Angehörigen der Gattung *Lasius* teils mit, teils ohne Brut, die Gattung *Formica* überwintert ohne Larven und die Gattung *Camponotus* mit Larven und geflügelten Geschlechtstieren.

4. Bei jenen Arten, welche sich, wie *L. flavus*, durch Trophobiose mit Wurzelläusen ernähren, überwintern die Wurzelläuse im Nest. In den Wurzellausställen bleiben einige Arbeiter als Wächter zurück, die zwar bei entsprechend tiefer Temperatur in Kältestarre verfallen, sich aber der Überwinterungstraube nicht anschließen.

5. Vor Beginn der Überwinterung verschließen die Ameisen die Nesteingänge mit Erde und anderem Nestmaterial, um sie im Frühjahr wieder zu öffnen. Bei manchen Arten (*C. herculeanus*) erfolgt dieser Vorgang auch dann, wenn die Kolonie in der Wärme gehalten wird, wird also nicht durch Außenfaktoren ausgelöst, sondern stellt offenbar die Betätigung eines erblich fixierten Reaktionsrhythmus dar. Bei anderen wieder (*F. fusca*) unterbleibt der Nestverschluß in der Wärme; hier ist offenbar die Temperatur der auslösende Faktor.

6. Die Ameisen sind im allgemeinen zur physiologischen Wärmeerzeugung nicht im Stande und bedürfen, da sie den Winter in Kältestarre verbringen, während der Überwinterung keiner Energiereserven. Trotzdem werden von verschiedenen Arten (*F. rufa* und *C. herculeanus*) Nahrungsreserven im Kropf der Arbeiterinnen gespeichert, die jedoch normalerweise erst nach der Überwinterung im zeitigen Frühjahr zur raschen Aufzucht der jungen Geschlechtstiere bzw. der Brut Verwendung finden. Kolonien, die in der Wärme gehalten werden, also nicht in Kältestarre verfallen, verzehren die Nahrungsreserven schon vorher und können nach deren Aufzehrung die eigenen Larven als Nahrung verwenden.

7. Die Bildung und Auflösung der Überwinterungstraube wird durch die Temperatur bestimmt. Beim Erreichen der unteren Aktivitätsgrenze (bei *C. herculeanus* $+ 8^0$) konzentriert sich die Kolonie im Nest zur Bildung der Überwinterungstraube, um sich beim Ansteigen der Temperatur über diese Grenze wieder aufzulösen. Das Kristallisationszentrum der Überwinterungstraube ist die Königin, die sich in deren Mittel-

punkt befindet, und deren Aufenthaltsort offenbar auch die Stelle bestimmt, an der sie gebildet wird.

8. Sämtliche Ameisen in der Überwinterungstraube sind der Königin als Mittelpunkt mit dem Kopf zugewandt. Mit der Königin befindet sich die Brut bei den Arten, die mit Larven überwintern, im Zentrum der Traube. Die Anordnung der Arbeiter entspricht der Arbeitsteilung dergestalt, daß der Königin zunächst die Arbeiter des Innendienstes (Brutpfleger) sitzen, während die äußeren Schichten von den Arbeitern des Außendienstes gebildet werden. In der Peripherie der Überwinterungstraube befinden sich auch die Wächter, die sich als letzte der Traube zugesellen und diese auch beim Erwachen aus dem Winterschlaf als erste wieder verlassen.

9. Die Arbeitsteilung in den Ameisenkolonien wird, wie Versuche mit markierten Kolonien gezeigt haben, durch die Überwinterung in keiner Weise unterbrochen, d. h. die Arbeiter führen nach der Überwinterung die gleichen Arbeiten aus wie vor derselben.

10. Zwischen der Überwinterung und der unabhängigen Koloniegründung besteht hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs in der Aufzucht der Brut auffallende Übereinstimmung. Die Arten, bei denen die koloniegründende Königin mit Brut überwintert, tun dies auch als voll entwickelte Kolonien und umgekehrt. Wo Überwinterung mit oder ohne Brut vorkommt, wie bei *L. niger* und *flavus*, verläuft auch die Koloniegründung nicht immer nach dem gleichen Schema, sondern teils nach Gruppe II, teils nach III. Die Instinkte der Arbeiter zeigen auch hierin eine weitgehende Übereinstimmung mit denen der Königin.

11. Die überwinternden Ameisenkolonien sind den Nachstellungen verschiedener Warmblüter ausgesetzt. Unter ihnen spielen die Spechte, und zwar in erster Linie die Erdspechte und der Schwarzspecht, die wichtigste Rolle. Aber auch von ihnen werden die Kolonien meist nicht völlig zerstört, sondern nur geschädigt und können sich aus den erhalten gebliebenen Resten wieder regenerieren. Im übrigen sind die Feindwirkungen der belebten Umwelt auf die überwinternden Ameisen im allgemeinen verhältnismäßig gering.

Literaturverzeichnis.

Bönner, W.: Die Überwinterung von *Formica picea* und andere biologische Beobachtungen. Biol. Zbl. **35** (1915). — **Doflein, Fr.:** Mazedonische Ameisen. Jena 1920. — **Donisthorpe, H.:** British Ants., 2. Aufl. London 1927. — **Eidmann, H.:** Zur Kenntnis der Biologie von *Cetonia floricola* Hbst. Zool. Anz. **65** (1925). — Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen. Z. vergl. Physiol. **3** (1926). — Weitere Beobachtungen über die Koloniegründung einheimischer Ameisen. Z. vergl. Physiol. **7** (1928). — Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise (*Camponotus herculeanus* L.). Z. angew. Entomol. **14** (1929). — Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. Zool.

Anz. (Wasmann-Festband) **1929**. — Die Koloniegründung von *Lasius flavus* F. nebst weiteren Untersuchungen über die Koloniegründung der Ameisen. Biol. Zbl. **51** (1931). — Zur Kenntnis der Ameisenfauna von Südlabrador. Zool. Anz. **101** (1933). — Zur Ökologie und Zoogeographie der Ameisenfauna von Westchina und Tibet. Wissenschaftliche Ergebnisse der 2. Brooke Dolan-Expedition 1934/35. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **38** (1941). — Zur Kenntnis der Ameisenfauna des Nanga Parbat. Zool. Jb., System. **75** (1942). — **Fielde, A. M.**: Observations on ants in their relation to temperature and to submergence. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **7** (1904). — **Forel, A.**: Les fourmis de la Suisse, 1. Aufl. Genf 1874. — 2. Aufl. La Chaux-de-Fonds 1920. — La Parabiose chez les Fourmis. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. **34** (1901). — **Frisch, K. v.**: Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jb., Allg. Zool. **40** (1923). — **Gößwald, K.**: Ökologische Studien über die Ameisen fauna des mittleren Maingebietes. Z. Zool. **142** (1932). — Die rote Waldameise im Winter. Dtsch. Forstztg. **9** (1940). — Rassenstudien an der roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. Z. angew. Entomol. **28** (1941). — **Gould, W.**: An account of English Ants. London 1747. — **v. Hagens**: Einzelne Bemerkungen über Ameisen. Berl. entomol. Z. **12** (1868). — **Herter, K.**: Untersuchungen über den Temperatursinn der Hausgrille (*Acheta domestica* L.) und der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Biol. Zbl. **43** (1923). — Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. Z. vergl. Physiol. **1** (1924). — Temperaturoptimum und relative Luftfeuchtigkeit bei *Formica rufa* L. Z. vergl. Physiol. **2** (1925). — **Huber, P.**: Recherches sur les moeurs des fourmis indigènes. Paris 1810. — **Mayr, G. L.**: *Formicina austriaca.* Wien 1865. — **Meyer, E.**: Beobachtungen und Versuche an paläarktischen Honigameisen. Biol. Zbl. **43** (1923). — **Naumann, J. Fr.**: Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 4. Gera-Untermhaus 1901. — **Niethammer, G.**: Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 2. Leipzig 1938. — **Oekland**: Utvandering og overvintring hos den rode skogmaeer (*Formica rufa* L.). Norsk. entomol. Tidskr. **3** (1934). — **Pricer, J. L.**: The life history of the Carpenter-Ant. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **14** (1908). — **Reitter, E.**: Die Käfer des Deutschen Reiches, Bd. 2. Stuttgart 1909. — **Smith, F.**: Revision of an essay on the British *Formicidae*. Trans. entomol. Soc. London, N. s. **4** (1858). — **Stäger, R.**: Die Geschichte einer Koloniegründung durch *Formica fusca* L. an der Baumgrenze. Zool. Anz. (Wasmann-Festband) **1929**. — **Steiner, A.**: Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.). Z. vergl. Physiol. **2** (1925). — Temperaturmessungen in den Nestern der Waldameise (*Formica rufa* var. *rufo-pratensis* For.) und der Wegameise (*Lasius niger* L.) während des Winters. Mitt. naturforsch. Ges. Bern **1925**. — Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. Z. vergl. Physiol. **9** (1929). — **Stitz, H.**: „Ameisen". In Dahl: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, 37. Teil Jena 1939. — **Stumper, R.**: L'influence de la température sur l'activité des fourmis. C. r. Soc. Biol. Paris **87** (1922). — Quantitative Ameisenbiologie. Biol. Zbl. **42** (1922). **Wasmann, E.**: Über die Lebensweise einiger Ameisengäste. Dtsch. entomol. Z. **31** (1887). — Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894. — Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere, 2. Aufl. Freiburg i. Br. 1900. — Zur Myrmekophagie des Grünspechts. Tijdschr. Entomol. **48** (1912). — Das Gesellschaftsleben der Ameisen, Bd. 1. Münster 1915. — **Wellenstein, G.**: Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. angew. Entomol. **14** (1928). — **Weyer, Fr.**: Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen. Z. Zool. **131** (1928). — **Wolter, H.**: Wie tief gehen die Ameisen im Winter in die Erde? Dtsch. Förster **12** (1930).